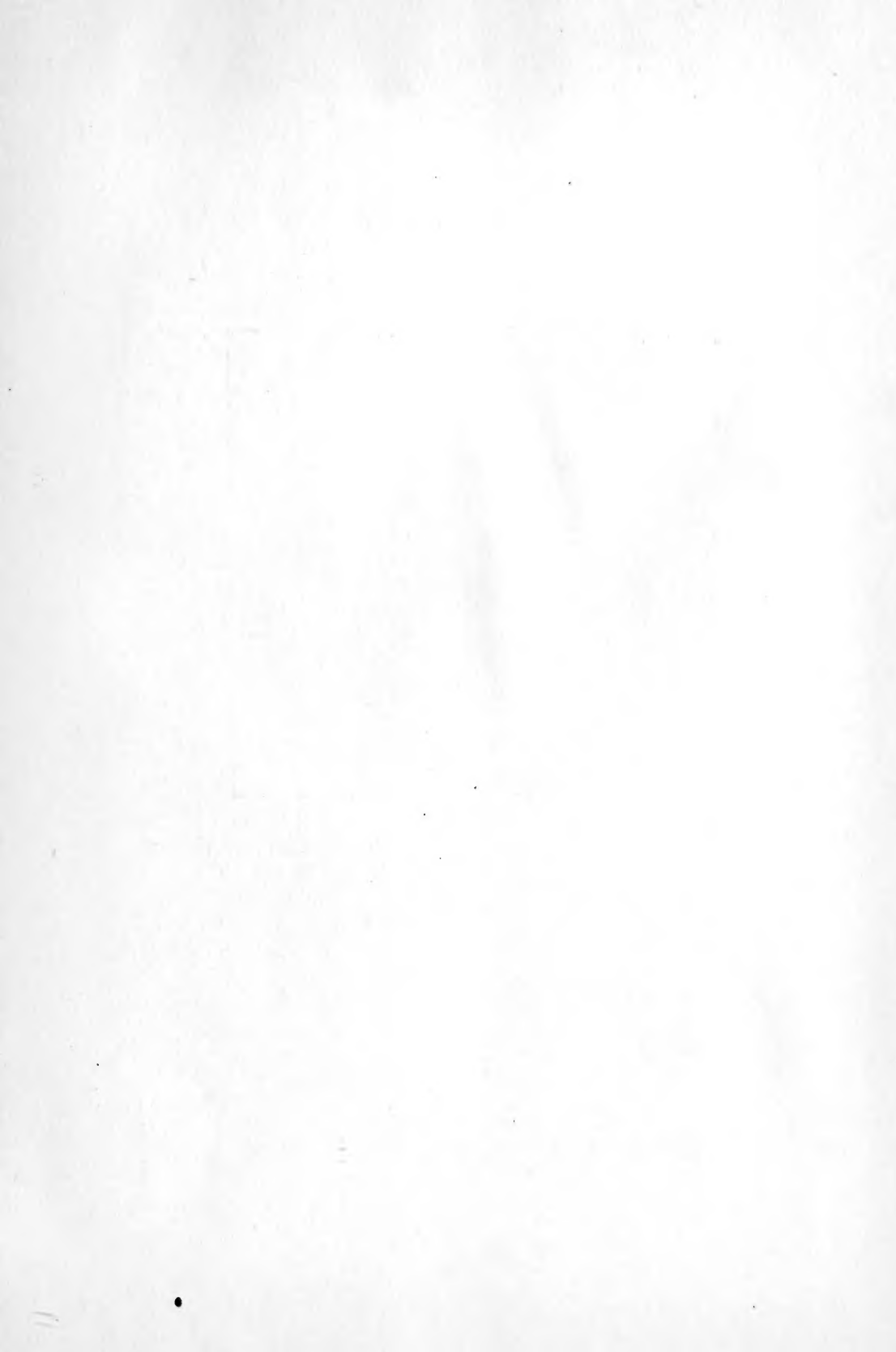


FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

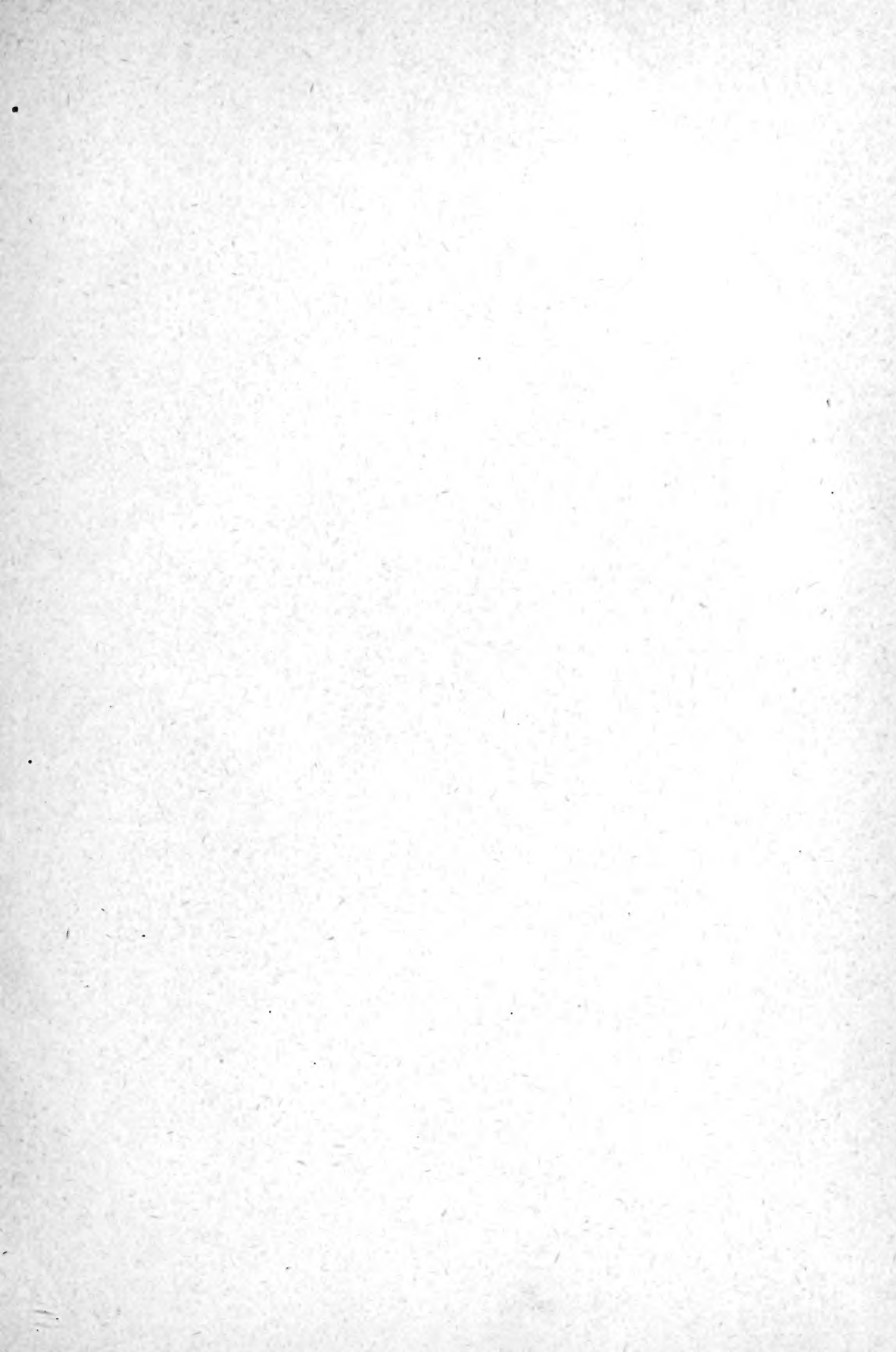
Bound at
A.M.N.H.
1925











HEREDITAS

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON

59.11.3 (4)



BAND IV

1923

LUND 1923, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

25-99-45-04r.13

INNEHÅLL

	Sid.
BONNEVIE, KRISTINE, Zur Analyse der Vererbungsfaktoren der Papillarmuster	221
BONNIER, GERT, Studies on High and Low Non-disjunction in <i>Drosophila melanogaster</i>	81
DAHLBERG, GUNNAR, Twins and Heredity	27
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, <i>Geranium bohemicum</i> L. \times <i>G. bohemicum</i> *deprehensum Erik Alm., ein grün-weiss-marmorierter Bastard. (With a summary in English.)	239
FEDERLEY, HARRY, Bilden Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität bei Speziesbastarden einen Dreibund? (With a summary in English.)	161
FUNKQUIST, H. und BOMAN, NILS, Vererbung »weisser Abzeichen« bei Rindern	65
HALLQVIST, CARL, Gametenelimination bei der Spaltung einer zwerghaften und klorophylldefekten Gerstensippe	191
HAMMARLUND, C., Über einen Fall von Koppelung und freie Kombination bei Erbsen	235
HERIBERT-NILSSON, NILS, Zertationsversuche mit Durchtrennung des Griffels bei <i>Oenothera Lamarckiana</i>	177
JOHANNSEN, W., Some Remarks about Units in Heredity	133
KAJANUS, BIRGER, Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei Nachkommenschaften von Speltoid-Heterozygoten. (With a summary in English.)	10
— —, Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei einigen Weizenkreuzungen. (With a summary in English.)	290
— —, Über die Fertilität in Kreuzungen zwischen verschiedenen Weizenarten	341
KRISTOFFERSON, KARL B., Monohybrid Segregation in <i>Malva</i> Species	44
— —, Crossings in <i>Melanium-Violets</i>	251

	Sid.
LINDHARD, E., Fortgesetzte Untersuchungen über Speltoidmutationen. Begrannungskomplikationen bei Compactum-Heterozygoten. (With a summary in English.)	206
LUNDBORG, H., Racial Structure of the Finns of the Northernmost Part of Sweden. A Short Analysis and a Preliminary Survey	125
MOHR, OTTO L., A Somatic Mutation in the Singed Locus of the X-Chro- mosome in <i>Drosophila melanogaster</i>	142
ÖSTENFELD, C. H., Genetic Studies in <i>Polemonium coeruleum</i>	17
RASMUSON, HANS, Über die Rübenpfropfungen von Edler und einige neue ähnliche Versuche	1
ROSEN, DANIEL, Some Remarks about the Distance between the Genes in <i>Drosophila melanogaster</i>	231
TEDIN, HANS, Eine mutmassliche Verlustmutation bei <i>Pisum</i>	33
TEDIN, OLOF, The Inheritance of Pinnatifid Leaves in <i>Camelina</i>	59
TEDIN, HANS and OLOF, Contributions to the Genetics of <i>Pisum</i> . III: Internode Length, Stem Thickness and Place of the First Flower	351
TURESSON, GÖTE, The Scope and Import of Genecology	171
WITTE, HERNFRID, A Probable Case of »Rogue» in Red Clover	55
ÄKERMÄN, Å., Beiträge zur Kenntnis der Speltoidmutationen des Weizens. I. Untersuchungen über eine Speltoidform aus schwedischem Sam- melweizen	111

UTGIVNINGSDAGAR 1923:

1:sta—2:dra häft., pag. 1—250, den 12 februari.
3:dje » » 251—362, » 19 november.



H. Viduani - Chile

Herman Nilsson-Ehle

tillägnas dessa studier på hans 50-årsdag

av nordiska ärftlighetsforskare

Med tacksamhet och tillgivenhet

Mendelska Sällskapet

Lund den 12 februari 1923



ÜBER DIE RÜBENPFROPFUNGEN VON EDLER UND EINIGE NEUE ÄHNLICHE VERSUCHE

VON HANS RASMUSON
HILLESHÖG, LANDSKRONA

IM Jahre 1908 hat EDLER über einige Pfropfungsversuche mit Rüben berichtet, deren Resultate er als Beweis für eine Beeinflussung der Nachkommen des Reises durch die Unterlage betrachtet. Seine Schlüsse sind aber von vielen Seiten kritiziert worden, da aber meistens auf eine Fehlerquelle hingewiesen wird, die nach meiner Meinung nicht die Ursache der Resultate EDLERS sein kann, habe ich versucht diese nachzuprüfen und gebe im folgenden die Resultate einiger Rübenpfropfungen sowie eine kritische Untersuchung der Versuchsanordnungen und Resultate EDLERS.

Von EDLER wurden sowohl Zuckerrüben auf rote Rüben als auch umgekehrt rote Rüben auf Zuckerrüben gepfropft und zwar in der Weise, dass »die ungefähr bleistiftdicken Rübenpflanzen, die als Unterlage dienen sollten, durch einen schräg geführten Schnitt ihres Kopfes beraubt wurden, an dessen Stelle der gleichfalls schräg abgeschnittene Kopf der anderen Rübensorte angeplattet« und mit Raffiabast und Baumwachs festgemacht wurde (EDLER 1908, S. 172). Die Triebe entwickelten sich bei jenen Pfropfungen reichlich, bei diesen dagegen schlechter. Über ihre Farbe gibt EDLER nichts an. Die Zuckerrüben auf roten Rüben wurden im ersten Versuche, im Jahre 1904, in der Baumschule des landwirtschaftlichen Instituts in Zwätzen, die roten Rüben auf Zuckerrüben im landwirtschaftlich-botanischen Garten in Jena ausgepflanzt. »An beiden Stellen waren andere Samenrüben nicht vorhanden und auch in der weiten Umgegend wurden solche nicht angebaut, so dass eine Fremdbefruchtung ausgeschlossen war«. Im zweiten Versuche, im Jahre 1906, wurden beide Gruppen von Pfropfungen im landwirtschaftlich-botanischen Garten in Jena, »die beiden Gruppen tunlichst weit von einander entfernt, ausgepflanzt und vor der Blüte gruppenweise sicher isoliert«. Aus den Samen der gepfropften Zuckerrüben entstanden im ersten Versuche bei 7226 Individuen 71,3 % weisse, 28,1 % rötliche und 0,6 %

rote, im zweiten bei 555 Individuen 54,0 % weisse, 25,1 % mit rötlichem Anflug und 20,9 % rote Rüben. Die rötlichen Rüben im zweiten Versuche hatten so geringe rote Färbung, dass »sie bei Zuckerrüben an sich nicht besonders aufgefallen sein würde«, im ersten Versuche war aber ihre Färbung stärker, als EDLER bei der betreffenden Zuckerrübenrasse gefunden hatte, er hält es jedoch nicht für völlig ausgeschlossen, dass auch sie einfache Abweichungen, die bei Zuckerrüben vorkommen, sein könnten. Die roten Rüben können aber nach EDLER nicht in dieser Weise erklärt werden. »Die rote Rübe hatte als Unterlage zweifellos die vererbaren Eigenschaften der Zuckerrübe, soweit sie in der Färbung der Wurzel zum Ausdruck kommen, beeinflusst« (S. 173). — Aus den Samen der gepfropften roten Rüben entstanden im ersten Versuche 99,7 % rote, 0,3 % orangegelbe, im zweiten Versuche 94,0 % rote und 6,0 % orangegelbe Rüben. Auch hier nimmt EDLER eine Beeinflussung, obgleich eine geringere, durch die Unterlage an.

Von den Nachkommen der gepfropften Rüben wurden einige wieder gruppenweise nach der Farbe ausgepflanzt und zwar die der Zuckerrüben in Zwätzen, die der roten Rüben in Jena. Vor der Blüte wurden sie, die weisse Gruppe ausgenommen, durch Steglich'schen Schutzhäuser isoliert. Von den Nachkommen der Zuckerrüben ergaben die *weissen* 75,3 % weisse, 24,5 % rötliche und 0,1 % rote, die *rötlichen* 52,7 % weisse, 38,9 % rötliche, 7,1 % rote und 1,2 % orangegelbe, die *roten* 60,7 % rote, 14,7 % orangegelbe, 10,2 % rötliche und 14,4 % weisse Sämlinge. Die *roten* Nachkommen der roten Rüben ergaben 98,7 % rote, 1,1 % orangegelbe und 0,2 % weisse, die *orangegelben* dagegen 26,0 % rote, 44,1 % orangegelbe und 29,6 % weisse Sämlinge.

Die Versuche von EDLER werden in vielen zusammenfassenden Darstellungen über das betreffende Gebiet erwähnt, aber sein Schluss, »die mitgeteilten zwei Versuchsreihen lassen wohl keinen Zweifel darüber bestehen, dass bei der geschilderten ungeschlechtlichen Vereinigung von Zuckerrübe und rote Rübe Ppropfmischlinge entstanden sind, die sich in der Nachzucht als solche erwiesen« (S. 177), wird meistens nicht als berechtigt anerkannt. So sagt BAUR (1911, S. 242): »Diese Versuche sind aber ebenso wie die entsprechenden von DANIEL nicht einwandfrei. Es ist nicht festgestellt worden, ob in dem Falle von EDLER die betreffende helle Rübenpflanze nicht auch, *ohne dass man sie auf eine rote Rübe ppropft*, einzelne rote Sämlinge produziert. Dass eine helle Rübe auch bei gesicherter Bestäubung durch eine zweite helle einen grösseren oder kleineren Teil *roter* Sämlinge ergibt,

kommt häufig vor und kann sehr verschiedene Ursachen haben». TSCHERMAK (FRUWIRTH 1919, S. 504) ist derselben Meinung, dass die Versuche EDLERS »nicht einwandfrei sind, weil die Prüfung der »Reinheit« des Versuchsmaterials nicht vorausgegangen ist. Auch WINKLER (1912) schliesst sich dieser Kritik an. »Es liessen sich auch noch andere Einwände gegen die Beweiskraft der EDLERSchen Versuche anführen. Solange indessen eine einwandfreie Wiederholung des Experimentes nicht vorliegt und die Angaben EDLERS bestätigt, können wir eine eingehendere Diskussion unterlassen« (S. 149).

Im Jahre 1918 habe ich begonnen Pfropfungen von Zuckerrübe auf rote Rübe auszuführen. Um die Einwirkung durch die Pfropfung genau feststellen zu können, ist es aber notwendig von demselben Individuum ungepfropfte und gepfropfte Triebe vergleichen zu können. Dies ist bei der von EDLER benutzten Pfropfungsmethode nicht möglich, und ich habe deswegen bei meinen Versuchen eine andere benutzt. Bei besonders grossen überwinterten Zuckerrüben wurden die Köpfe tief geschnitten, und die Rüben wurden, nachdem sie in feuchtem Sande Wurzel ausgebildet hatten, ins Mistbeet gebracht, wo sie die Knospen am tiefgeschnittenen Kopf in einer ringförmigen Zone entwickelten. Einige rote Rüben der Sorte »plattrund egyptisch« wurden in derselben Weise behandelt, nachher wurden ihre gesamten Knospen sorgfältig entfernt. Dann wurden Knospen der Zuckerrüben mit einem Stückchen nebenwurzelfreies Fleisch herausgeschnitten und in ein keilförmiges Ausschnitt an der entsprechenden Stelle der roten Rüben mit Bast und Wachs festgemacht. Da die Nebenwurzel der Zuckerrübe in zwei Reihen erscheinen, ist es leicht nebenwurzelfreie Stücke zu bekommen. Meistens wurden auf jede rote Rübe drei Knospen derselben Zuckerrübe gepfropft. Die übrigen Knospen der Zuckerrüben wurden einzeln mit einem grossen Stück nebenwurzelreiches Fleisch als Stecklinge in Töpfe gepflanzt. Meistens gelang das Verwachsen sehr gut, nur bei einzelnen Pfropfungen, wo die roten Knospen nicht sorgfältig genug entfernt worden waren, wurde die Entwicklung der Zuckerrübenknospen sehr gehemmt.

Bei sieben der gelungenen Pfropfungen wurde ein oder mehrere Blütentriebe von den Zuckerrübenknospen entwickelt. Da gleichzeitig ungepfropfte Blütentriebe derselben Zuckerrüben vorhanden waren, konnte ein direkter Vergleich zwischen gepfropften und ungepfropften Trieben desselben Individuums gemacht werden. Es stellte sich dabei heraus, dass kein wirklicher Unterschied vorhanden war. *Bei keiner einzigen der gepfropften Zuckerrübentriebe konnte*

irgend eine Beeinflussung durch die rote Unterlage festgestellt werden. Dieses Resultat war auch zu erwarten, da bei Pfropfversuchen mit anderen Pflanzen eine Überwanderung der Farbstoffe niemals konstatiert worden ist (WINKLER 1912, S. 49) und auch bei Versuchen mit Rüben von VÖCHTING (zitiert nach MEYER und SCHMIDT 1910, S. 347) eine solche Überwanderung nicht stattfand. Auch EDLER hat im Anfang der Versuche eine scharfe Farbengrenze zwischen den beiden Komponenten gefunden, über die Farbe des Blütentriebes sagt er nichts aus.

Wenn eine Beeinflussung des Reises selbst durch die Unterlage nicht stattfindet, ist es aber von vornherein wenig wahrscheinlich, dass seine Nachkommen beeinflusst werden. Wir wissen zwar aus den Untersuchungen von MEYER und SCHMIDT (1910), dass spezifische Stoffe wie Alkaloide bei Pfropfungen von der einen in die andere Komponente überwandern können, andererseits gibt MAC DOUGAL (1911) an, dass er beim Einspritzen von Salzlösungen eine Beeinflussung der Samen erreicht hat, und die Möglichkeit ist also nicht völlig auszuschliessen, dass Stoffe von der Unterlage in das Reis eindringen und die Samen beeinflussen können ohne das Reis selbst zu verändern (WINKLER 1912, S. 157). Dann würde aber die Beeinflussung sich nicht notwendigerweise in einer Ähnlichkeit mit der Unterlage äussern, und es bleibt schwerverständlich, warum eine Rotfärbung der Sämlinge, nicht aber des sich völlig auf der roten Rübe entwickelnden Blütentriebes erfolgen würde.

Meine gepfropften Rüben wurden vor der Blüte isoliert und zwar *einzel*n, da bei gegenseitiger Befruchtung, wie in den Versuchen von EDLER, die Möglichkeit zur Bildung neuer Kombinationen vorhanden sein kann. Zwar können nach den jetzigen Kenntnissen über die Vererbung der roten Farbe bei Rüben zwei weisse Rüben bei gegenseitiger Befruchtung nicht durch Neukombination rote Sämlinge geben, jedoch bleibt immer die Möglichkeit vorhanden, dass solche Rüben existieren können, da wir analoge Fälle bei anderen Pflanzen kennen. Effektive Isolierung ist aber bei der Zuckerrübe oft nur mit Schwierigkeit zu erreichen. Meine Rüben wurden entweder in Isolierhäuschen oder in abgeschlossenen Zimmern gehalten. Die Isolierhäuschen waren von sehr dichtem Stoffe, und einige waren vorher in der folgenden Weise geprüft worden. Eine Zuckerrübe wurde unter roten Samenrüben gepflanzt und vor der Blüte in ein Isolierhäuschen eingeschlossen. Da die Samen dieser Zuckerrübe nur weisse Sämlinge ergaben, muss die Isolierung effektiv gewesen sein. Andere Rüben wurden in abgeschlossenen Zimmern

gehalten, wo die Tür, die nach einem andern Zimmer ging, nur einmal täglich beim Giessen aufgemacht wurde. Wenn es auch vielleicht nicht ganz ausgeschlossen ist, dass Pollenkörner durch die winzigen Fensterspalten hineingeweht werden können, wird doch die Luft im Zimmer so ruhig sein, dass eine Fremdbefruchtung sicher nicht stattfinden kann, besonders wenn, wie in diesem Falle, keine Samenrüben in der Nähe des Hauses vorhanden sind. Auch die ungepfropften Stecklinge der betreffenden Zuckerrüben wurden vor der Blüte in Isolierhäuschen isoliert.

Bei effektiver Isolierung bekommt man aber bei der Zuckerrübe nur wenig Samen und zuweilen gar keine. Besonders in den dichten Isolierhäuschen kann dies der Fall sein, da die Rüben hier sehr unter Lichtmangel leiden. Auch bekam ich von den in Isolierhäuschen isolierten gepfropften Rüben keine taugliche Samen, teilweise aber darauf beruhend, dass sie nicht reif wurden. Von zwei in Zimmern isolierten bekam ich dagegen einige keimungsfähige Samen, die bei der Aussaat in einem Falle 2, im anderen 65 Sämlinge ergaben. *Diese 67 Individuen waren alle rein weiss ohne irgend welche Spur einer Beeinflussung durch die rote Unterlage. Weder rote noch rötliche Rüben waren vorhanden. Es war also in meinen Versuchen weder bei dem Reife selbst noch bei seinen Nachkommen irgend welche Veränderung infolge der Pfropfung nachzuweisen.* Die entsprechenden isolierten ungepfropften Zuckerrübenstecklinge ergaben keine Sämlinge, was ja bei dem negativen Resultat bei den Pfropfungen von keiner Bedeutung ist.

Diese Zahlen sind ja nur klein, obgleich bei einer so starken »Beeinflussung« wie im zweiten Versuche EDLERS viele rote Sämlinge hätten auftreten müssen, es ist deswegen von grossem Interesse, dass ältere Versuche mit grossen Zahlen vorliegen, die zwar in derselben Weise wie die von EDLER ausgeführt worden sind, jedoch ein ganz anderes Resultat ergeben haben. LIEBSCHER hat nämlich, wie EDLER berichtet (1908, S. 171), auch Pfropfungen von Zuckerrübe auf rote Rübe und umgekehrt ausgeführt und »erhielt auf diese Weise eine allerdings ungezählte Menge von Pflanzen, es waren einige tausend, aus Samen der Zuckerrübentriebe, und keine Pflanze liess eine Andeutung der violettroten Farbe der als Unterlage benutzten Salatrübe erkennen, alle waren typische Zuckerrüben nach dem Aussehen von Blättern und Wurzeln; ein Einfluss der Unterlage auf das Edelreis war also, wie von vornherein zu erwarten stand, nicht erkennbar«. Die gepfropften Rüben durften sich hier wie in den

Versuchen von EDLER gegenseitig befruchten, dies ist aber beim negativen Resultat der Versuche von keiner Bedeutung, da in den Versuchen EDLERS die rote Farbe auch bei den Nachkommen der Zuckerrüben dominant war, und eine Beeinflussung durch die rote Unterlage also auch bei Befruchtung durch andere weisse Rüben sichtbar werden müsste.

Es ist also sicher, dass in einigen Fällen von Rübenpfröpfungen eine Beeinflussung der Nachkommen des Reises durch die Unterlage *nicht* stattgefunden hat. Ein positiver Fall ist aber von grösserer Bedeutung als mehrere negative, aber nur dann, wenn dieser Fall wirklich einwandfrei ist. Die Resultate von EDLER sind aber nicht einwandfrei, und dies ist, wie oben erwähnt wurde, von vielen Seiten hervorgehoben worden. Dabei ist meistens darauf hingewiesen worden, dass die Reinheit des Ausgangsmaterials nicht geprüft worden war und dass auch ungepfropfte Zuckerrüben, von sich selbst oder von anderen Zuckerrüben befruchtet, angeblich rote Sämlinge ergeben können. Die kleine »Beeinflussung« bei den Pfröpfungen von roter Rübe auf Zuckerrübe ist sicher auch durch Unreinheit des Materials zu erklären, dagegen lässt sich dies bei den umgekehrten Pfröpfungen nach meiner Meinung nicht tun. Dass rote Rüben aus Zuckerrüben bei wirklich gesicherter Befruchtung durch andere Zuckerrüben oder durch sich selbst entstehen können ist sehr zweifelhaft und kommt höchstens sehr selten (als Mutation?) und sicher nicht in der grossen Zahl wie im zweiten Versuche EDLERS (20,9 %) vor. Die sogenannten roten Zuckerrüben sind sicher alle, oder mit seltenen Ausnahmen, durch Bastardierung mit farbigen Rassen entstanden. Dies geht daraus hervor,

1) dass solche farbige Zuckerrüben dieselben Eigenschaften wie die Bastarde zwischen Zuckerrüben und farbigen Rübensorten haben (URBAN, zitiert nach ROEMER 1917, S. 384), und dass ähnliche Formen in Futterrübenzuchten entstehen (KAJANUS 1913, S. 153),

2) dass ihre Nachkommenschaften in derselben Weise aufspalten wie diejenigen solcher Bastarde (RASMUSON 1919),

3) dass MUNERATI von einer sehr grossen Zahl von Zuckerrüben keine rote Sämlinge weder in der ersten, der zweiten noch der dritten Generation erhielt, wenn keine farbige Rüben in der Gegend geblüht hatten (MUNERATI 1920, S. 81).

Unreinheit des Materials kann also nicht die Ursache der Entstehung von roten Sämlingen aus den gepfropften Zuckerrüben gewesen sein, diese kann aber in einer anderen Weise erklärt werden,

nämlich durch mangelhafte Isolierung, so dass *auch diese roten Rüben durch Bastardierung mit farbigen Rassen entstanden sind*. BAUR (1909, S. 141) hat schon auf diese Möglichkeit hingewiesen, hielt sie aber für ausgeschlossen, da er die Isolierung als genügend gesichert betrachtete. Dies war aber allem Anschein nach nicht der Fall. EDLER hat seine gepfropften Rüben in zweierlei Weise isoliert, entweder räumlich oder in Isolierhäuschen. Bei räumlicher Isolierung hat man aber früher die nötige Entfernung von anderen Samenrüben sehr unterschätzt, und es ist sicher, dass eine Pollenübertragung in sehr grossen Entfernungen möglich ist. KAJANUS hat eine solche bei Rüben, die in Isolierhäuschen standen, bei einer Entfernung von etwa 500 Meter von anderen Samenrüben konstatiert, obgleich auch Gebäude und Bäume im Zwischenraum vorhanden waren (1917, S. 368). Man muss aber mit der Möglichkeit rechnen, dass nicht nur, wie wahrscheinlich in diesem Falle, der Wind sondern bei freiem Abblühen auch Insekten den Pollen übertragen können, und dann ist zu bemerken, dass BÖRNER (Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten 1922, S. 108) neulich konstatiert hat, dass Blattläuse 80—100 km wandern können. Räumlich isoliert wurden von EDLER die gepfropften Rüben im ersten Versuche, wobei die Zuckerrüben in Zwätzen frei abblühen durften. Dabei waren in Jena in einer Entfernung von ungefähr 3 km (nach BAEDEKERS Nordwestdeutschland 1914, S. 284) die blühenden roten vorhanden. Schon darin lag also eine Möglichkeit zur Bastardierung. Da diese Entfernung von EDLER unberücksichtigt blieb, wird er wohl auch andere Samenrüben in ähnlicher Entfernung nicht berücksichtigt haben, und nach der Feststellung von BÖRNER wird man auch bei grösseren Entfernungen eine Übertragung des Pollens nicht für unmöglich halten können. Ausserdem muss man mit der Möglichkeit rechnen, dass farbige Schossrüben in der Nähe gewesen sein könnten, da EDLER nur vom Nichtvorhandensein angebauter Samenrüben spricht. *Die Isolierung kann also hier beim freien Abblühen nicht als gesichert betrachtet werden*. Dass hier wirklich Bastardierung vorkam, geht aus dem Verhalten der Sämlinge hervor. Die Nachkommenschaft der roten spaltete im theorethischen Verhältnis 9 rote: 3 orangegelbe: 4 weisse auf, wie dies bei Bastarden der Fall ist (KAJANUS 1917). Die weissen Sämlinge, die wieder in Zwätzen frei abblühen durften, gaben wieder einen kleinen Prozentsatz (0.1 %) roter Nachkommen. Dies kann wenigstens nicht als Beeinflussung durch die Unterlage erklärt werden, denn diese Rüben waren ja nicht gepfropft, und es wäre doch gar zu unverständlich, wenn die Ein-

wirkung in diesem Falle weder beim Reize selbst noch bei seinen Nachkommen sondern erst bei den Sämlingen dieser sichtbar werden würde, da es sich um einen dominanten Charakter handelt. Da es sehr zweifelhaft ist, dass rote Rüben sonst aus weissen entstehen können, muss hier Bastardierung vorgekommen sein. Hier waren auch in demselben Felde farbige Rüben vorhanden, aber in Isolierhäuschen eingeschlossen. Die Isolierung in Isolierhäuschen kann aber natürlich nur dann effektiv sein, wenn der Stoff des Häuschens für den Rübenpollen undurchdringbar ist. Gerade in dieser Beziehung sind aber früher bei vielen Versuchen Fehler gemacht worden, und dann kann nach KAJANUS (1917) in Isolierhäuschen eine Fremdbestäubung auch bei geschütztem Stande und ziemlich grosser Entfernung (500 Meter) von anderen Samenrüben stattfinden. Der Gedanke liegt deswegen nahe, dass dies auch bei den Versuchen EDLERS der Fall war, da er nichts über eine Prüfung der Schutzhäuser in dieser Beziehung sagt. Wenn aber eine solche Prüfung nicht ausgeführt worden ist, ist es von vornherein sehr wahrscheinlich, dass die Isolierhäuschen nicht effektiv isolierend gewesen sind, denn auch sehr dichter Stoff kann für Rübenpollen durchdringbar sein (ROEMER 1917, S. 387), und dies ist bei älteren Versuchen wohl meistens nicht beachtet worden. Dass die Isolierhäuschen von EDLER nicht effektiv isolierend waren, geht aber mit grosser Wahrscheinlichkeit aus dem Verhalten der orangegelben Nachkommen der gepfropften roten Rüben hervor. Diese ergaben nämlich 26,0 % rote Sämlinge. *Eine Beeinflussung durch die Unterlage ist hier natürlich ausgeschlossen, da die Rüben nicht gepfropft waren und die »Beeinflussung« sich im Entstehen orangegelber Individuen aus roten geäussert haben sollte. Da rote Färbung über gelbe dominiert, können rote Sämlinge aus gelben Rüben möglicherweise durch Mutation, obgleich kein sicherer Fall davon bekannt ist, sonst aber nur durch Bastardierung, und das muss hier bei der grossen Zahl der Fall gewesen sein, entstehen.*

Im zweiten Versuche war die »Beeinflussung« durch die Unterlage besonders gross (20,9 % rote Sämlinge). Auch dieses Resultat ist sicher durch Vizinismus zu erklären. Hier standen beide Gruppen von Pfropfungen in demselben Garten, sie wurden aber »vor der Blüte gruppenweise sicher isoliert«, in welcher Weise wird nicht gesagt. Räumliche Isolierung kann es natürlich nicht gewesen sein, wenn Isolierhäuschen verwendet wurden, gilt aber auch hier das schon gesagte, dass sie wahrscheinlich nicht genügend dicht waren. Die Isolierung wird also auch hier nicht effektiv gewesen sein. Unerklärlich

bleibt bei Annahme effektiver Isolierung die im Vergleich zum ersten Versuche sehr starke »Beeinflussung« in diesem Falle, selbstverständlich ist sie dagegen, wenn die beiden Gruppen in demselben Garten ungenügend isoliert waren, während sie im ersten Versuche 3 km von einander entfernt standen.

Aus diesen Tatsachen geht also hervor,

1) dass das Auftreten von abweichenden Formen in den Versuchen EDLERS nicht als Beeinflussung durch die Unterlage gedeutet werden kann,

2) dass es auch nur zum kleinsten Teil auf Unreinheit des Materials beruhen kann, und

3) dass es zum grössten Teil auf Bastardierung bei ungenügender Isolierung zurückzuführen ist.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BAUR, E. 1909. Referat über EDLER. Zeitschr. f. ind. Abst. Vererb. I.
2. — 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin.
3. EDLER, W. 1908. Ein Beitrag zur Frage des Vorkommens von Pfropfmischlingen. Fühlings Landwirtsch. Zeitung. 57.
4. FRUWIRTH, C. 1919. Handbuch der landwirtsch. Pflanzenzüchtung. IV. Die Züchtung der vier Hauptgetreidearten und der Zuckerrübe. Berlin.
5. KAJANUS, B. 1913. Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der *Beta*- und *Brassica*-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. I.
6. — 1917. Über die Farbenvariation der *Beta*-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. V.
7. MAC DOUGAL, D. T. 1911. Alterations in heredity induced by ovarial treatments. The Bot. Gazette 51.
8. MEYER, A. und SCHMIDT, E. 1910. Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen. Flora 100.
9. MUNERATI, O. 1920. Osservazione e ricerche sulla barbabietola da zucchero. I. Reale Acad. dei Lincei. Serie quinta. Vol. XIII. Fasc. V.
10. RASMUSON, H. 1919. Zur Frage von der Entstehungsweise der roten Zuckerrüben. Bot. Notiser.
11. ROEMER, TH. 1917. Über Farbenabweichungen bei Zuckerrüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. V.
12. WINKLER, H. 1912. Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Die unmittelbare Beeinflussung der Pfropfsymbionten. Jéna.

ÜBER ÄHRCHENABSTAND UND ÄHRCHENZAHLE BEI NACHKOMMENSCHAFTEN VON SPELTÖID-HETEROZYGOTEN

VON BIRGER KAJANUS

SAATZUCHTANSTALT WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA, SCHWEDEN

(With a summary in English)

IN bezug auf die Ährendichte der beim Weizen vorkommenden Speltoid-Varianten beobachtete NILSSON-EHLE (1917), dass die Ähren der Speltoid-Heterozygoten lockerer als diejenigen der entsprechenden *vulgare*-Typen waren, und dass die Speltoid-Homozygoten noch lockerere Ähren hatten. Nach VESTERGAARD (1919) hatten die aus der *vulgare*-Sorte Abed Storaks gezogenen Speltoid-Heterozygoten grösseren Ährchenabstand und kleinere Ährchenzahl als die Muttersorte, was durch folgende Mittel beleuchtet wird: Ährchenabstand bei Storaks 4,3 mm, bei Speltoid-Heterozygoten 5,3 mm; Ährchenzahl bei Storaks 19,3, bei Speltoid-Heterozygoten 18,0. LINDHARD (1922) bestimmte die Länge der 10 obersten Ähreninternodien bei Tystofte Standweizen und bei Speltoid-Heterozygoten, die von der betreffenden *vulgare*-Sorte stammten, und erhielt folgende Mittel: Standweizen $26,0 \pm 2,9$ mm, Speltoid-Heterozygoten $42,2 \pm 2,4$ mm. Nach LINDHARD gibt das Längenmass der 10 obersten Internodien einen besseren Ausdruck für den Unterschied zwischen den Typen als die Durchschnittsgrösse sämtlicher Internodien, weil die Unterschiede in den oberen Ähren teilen am schärfsten hervortreten, was durch einige spezielle Angaben bestätigt wird.

Dies ist alles, was ich in den Publikationen anderer Forscher über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei Speltoid-Varianten im Vergleich mit *vulgare*-Typen angetroffen habe. Im folgenden teile ich einige Beiträge zur weiteren Kenntnis der betreffenden Dinge mit.

Diese Mitteilungen beziehen sich vorzugsweise auf 15 Nachkommenschaften von Speltoid-Heterozygoten aus einer Kreuzung zwischen zwei *vulgare*-Typen (Weibulls Idunaweizen, Sammetweizen aus der Provinz Uppland)¹. Diese Nachkommenschaften waren aus F_4 aus-

¹ Eine übersichtliche Darstellung der Vererbungsverhältnisse dieser Kreuzung

gewählt worden; von den Mutterpflanzen derselben gehörten 6 (517, 519, 520, 521, 529 und 533) zu ein und derselben F_2 -Nachkommenschaft, deren Spaltung mit derjenigen der Tochterbestände prinzipiell übereinstimmte (die betreffende primäre Speltoid-Heterozygote trat in F_2 auf), während die Mutterpflanzen der übrigen F_1 -Bestände aus je einer F_3 -Nachkommenschaft herstammten, in der sie als primäre Speltoid-Heterozygoten vorkamen. Die erwähnten 15 Nachkommenschaften, die sowohl verschiedene Spaltungsmodi wie verschiedene Dichtigkeitstypen vertraten, wurden teils 1918, teils 1919 angebaut.

Ausser diesen Nachkommenschaften bespreche ich im folgenden 5 F_2 -Bestände aus einer Kreuzung zwischen *vulgare* (Idunaweizen) und *speltoides*, der letztere Typus eine Rasse vertretend, die aus einer Kreuzung zwischen *vulgare* (Idunaweizen) und *turgidum* erzielt worden war¹. Diese Nachkommenschaften wurden im Jahre 1918 gezogen.

In sämtlichen Fällen wurde je eine Ähre der betreffenden Pflanzen untersucht; einzelne Individuen gewisser Nachkommenschaften konnten indessen nicht berücksichtigt werden, da die aufbewahrten Ähren gebrochen waren. An den untersuchten Ähren wurden Spindellänge (L) und Ährchenzahl (A) direkt ermittelt, wonach der Ährchenabstand auf der Grundlage der Formel $L : (A - 1)$ berechnet wurde. (Meines Erachtens ist es richtiger, die ganze Ähre als nur einen Teil derselben — vgl. oben — zur Feststellung der Ährendichte zu verwenden.) Die in bezug auf Ährchenabstand und Ährchenzahl erzielten Resultate sind in den beigefügten Tabellen angeführt; die Tabellen 1 und 2 beziehen sich auf die 15 Nachkommenschaften aus der Kreuzung *vulgare* \times *vulgare*, die Tabellen 3 und 4 auf die 5 Nachkommenschaften aus der Kreuzung *vulgare* \times *speltoides*.

Aus der Tabelle 1 geht hervor, dass der mittlere Ährchenabstand bei den Speltoid-Heterozygoten durchweg grösser war als bei den entsprechenden *vulgare*-Pflanzen. Die Differenz der Mittel wechselt beträchtlich, jedoch unabhängig von der relativen Individuenzahl der beiden Typen. Der Wechsel der Differenzen beruht zweifellos z. T. auf genetischen Unterschieden, hängt wohl aber auch von anderen Verhältnissen ab. Bezüglich der in gewissen Nachkommenschaften vorhandenen Speltoid-Homozygoten im Vergleich mit den betreffenden Heterozygoten zeigt sich kein regelmässiges Verhältnis, indem das

wird an anderer Stelle gegeben (1923, Kreuzung I). Die im vorliegenden Aufsatz mitgeteilten Details bilden eine Ergänzung der dortigen Angaben.

¹ Betreffs sonstiger an dieser Kreuzung gewonnenen Resultate wird auf die vorher erwähnte Darstellung hingewiesen (1923, Kreuzung XXI).

TAB. 1. Ährchenabstand in mm bei Nachkommenschaften (F_4) von Speltoid-Heterozygoten aus einer Kreuzung zwischen zwei *vulgare*-Typen.

Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen									Summe	Mittel
		2,6—3,0	3,1—3,5	3,6—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0	5,1—5,5	5,6—6,0	6,1—6,5	6,6—7,0		
517—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	3	12	3	3	—	—	—	21	4,44
	Heterozygoten	—	—	—	4	28	47	10	—	—	89	5,15
519—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	1	6	9	—	—	—	—	16	4,55
	Heterozygoten	—	—	1	—	20	32	9	—	1	63	5,21
520—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	1	5	4	—	—	—	10	4,95
	Heterozygoten	—	—	—	1	7	26	24	3	—	61	5,47
521—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	2	12	6	1	1	—	22	5,00
	Heterozygoten	—	—	—	—	4	28	16	2	—	50	5,46
529—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	1	5	9	—	1	—	—	16	4,64
	Heterozygoten	—	1	—	3	14	30	11	1	—	60	5,21
533—18 {	<i>vulgare</i>	—	1	1	5	5	1	—	—	—	13	4,45
	Heterozygoten	—	—	—	2	21	26	6	2	—	57	5,17
619—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	13	21	4	3	—	—	41	4,76
	Heterozygoten	—	—	—	—	3	10	16	5	—	34	5,64
620—18 {	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	3	2	2	—	—	7	5,23
	<i>vulgare</i>	—	—	8	19	8	1	—	—	—	36	4,33
625—18 {	Heterozygoten	—	—	—	—	6	15	5	1	—	27	5,32
	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	1	2	—	—	—	3	5,13
401—19 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	6	19	9	4	—	—	38	4,94
	Heterozygoten	—	—	—	—	2	11	17	8	3	41	5,79
416—19 {	<i>vulgare</i>	—	1	6	28	33	6	—	—	—	74	4,55
	Heterozygoten	—	—	—	—	8	46	38	7	1	100	5,54
417—19 {	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	—	2	8	6	—	16	5,93
	<i>vulgare</i>	—	2	15	66	13	1	—	—	—	97	4,28
423—19 {	Heterozygoten	—	—	2	18	37	4	1	—	—	62	4,67
	<i>vulgare</i>	—	—	2	18	24	1	—	—	—	45	4,57
510—18 {	Heterozygoten	—	—	2	48	100	39	4	—	—	193	4,79
	<i>vulgare</i>	—	—	6	28	14	4	—	—	—	52	4,45
440—10 {	Heterozygoten	—	—	—	1	12	39	10	—	—	62	5,27
	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	—	5	2	—	1	8	5,74
440—10 {	<i>vulgare</i>	—	—	1	10	24	19	—	—	—	54	4,86
	Heterozygoten	—	—	1	2	13	28	8	3	—	55	5,25
440—10 {	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	(5,44) ¹
	<i>vulgare</i>	2	18	50	34	6	—	—	—	—	110	3,91
440—10 {	Heterozygoten	—	—	1	16	108	72	15	—	—	212	5,00
	<i>speltoides</i>	—	—	—	3	16	30	35	10	2	96	5,50

¹ Exakt.

TAB. 2. Ährchenzahl bei den in Tab. 1 angeführten Nachkommenschaften.

Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen																Summe	Mittel
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26				
517—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	1	3	1	3	3	5	3	2	—	—	—	—	21	18,95		
	Heterozygoten	1	1	6	2	9	12	17	19	14	8	—	—	—	—	89	19,00		
519—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	—	—	3	2	2	5	2	2	—	—	16	21,14		
	Heterozygoten	1	1	2	4	—	8	8	11	14	11	2	1	—	—	63	19,73		
520—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	2	—	3	2	—	2	—	1	—	—	—	10	18,90		
	Heterozygoten	1	1	4	7	8	15	9	8	5	3	—	—	—	—	61	18,15		
521—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	1	3	1	7	4	4	1	—	1	—	22	20,45		
	Heterozygoten	—	—	1	1	6	11	4	13	7	3	3	1	—	—	50	19,46		
529—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	1	—	—	2	2	3	3	3	1	1	—	—	16	20,31		
	Heterozygoten	—	—	2	8	6	10	9	8	10	6	1	—	—	—	60	18,93		
533—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	—	—	2	2	3	2	2	2	—	—	13	21,16		
	Heterozygoten	—	—	—	—	2	6	4	12	7	9	10	6	1	—	57	21,09		
619—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	1	—	—	2	2	3	10	9	9	4	1	41	22,59		
	Heterozygoten	—	—	—	—	2	—	1	2	6	4	9	7	3	—	34	22,26		
620—18 {	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	1	2	—	—	—	4	—	—	—	—	7	20,14		
	<i>vulgare</i>	—	—	1	—	1	1	2	8	6	8	7	2	—	—	36	21,08		
625—18 {	Heterozygoten	—	—	—	—	—	4	2	7	5	3	6	—	—	—	27	20,70		
	<i>speltoides</i>	—	—	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	3	17,33		
401—19 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	1	—	3	3	14	6	5	3	2	1	—	38	20,66		
	Heterozygoten	—	—	1	—	—	4	8	11	7	7	1	1	1	—	41	20,29		
416—19 {	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	—	1	3	7	14	15	17	16	1	—	74	22,15		
	Heterozygoten	—	—	—	1	—	5	6	21	18	30	12	7	—	—	100	21,22		
417—19 {	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	3	3	5	3	—	1	1	—	—	—	16	19,06		
	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	—	—	—	3	10	13	20	32	15	4	97	23,33		
423—19 {	Heterozygoten	—	—	—	—	1	3	5	7	15	19	10	2	—	—	62	21,24		
	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	1	—	1	7	9	13	13	1	—	—	45	21,64		
510—18 {	Heterozygoten	—	—	—	1	1	6	18	53	65	34	13	2	—	—	193	20,74		
	<i>vulgare</i>	—	—	—	1	—	2	2	5	15	19	8	—	—	—	52	21,29		
440—19 {	Heterozygoten	—	—	—	—	1	—	8	16	14	16	7	—	—	—	62	20,90		
	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	1	2	4	1	—	—	—	—	—	—	8	18,63		
510—18 {	<i>vulgare</i>	—	—	1	—	4	2	10	13	8	12	4	—	—	—	54	20,24		
	Heterozygoten	—	—	—	—	3	6	13	12	10	8	3	—	—	—	55	20,02		
440—19 {	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	(17,00)		
	<i>vulgare</i>	—	1	—	—	5	6	11	18	22	18	22	5	2	—	110	21,00		
440—19 {	Heterozygoten	—	—	2	2	7	23	30	38	61	36	13	—	—	—	212	20,27		
	<i>speltoides</i>	—	—	2	8	14	19	34	11	3	2	—	—	—	—	96	18,15		

Mittel der *speltoides*-Pflanzen bald grösser, bald kleiner ist als dasjenige der Heterozygoten. Es ist indessen zu beachten, dass die Gruppe der Speltoid-Homozygoten in der Mehrzahl der Fälle nur

wenige Individuen umfasst, so dass die betreffenden Mittel nicht als ausschlaggebend betrachtet werden können; nur 2 Nachkommenschaften (401 und 440) enthalten relativ viele Speltoid-Homozygoten, und in beiden Fällen ist das Mittel dieser Pflanzen wesentlich grösser als

TAB. 3. Ährchenabstand in mm bei F_2 -Nachkommenschaften aus einer Kreuzung zwischen *vulgare* und *speltoides*.

Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen										Summe	Mittel	
		3,1—3,5	3,6—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0	5,1—5,5	5,6—6,0	6,1—6,5	6,6—7,0	7,1—7,5	7,6—8,0			8,1—8,5
410	<i>vulgare</i>	—	5	16	9	1	—	—	—	—	—	—	31	—
411		1	4	4	3	—	—	—	—	—	—	—	12	—
412		1	7	11	3	—	—	—	—	—	—	—	22	—
413		—	2	7	8	1	—	—	—	—	—	—	18	—
414		—	5	10	5	—	—	—	—	—	—	—	20	—
zusammen		2	23	48	28	2	—	—	—	—	—	—	103	4,32
410	Heterozygoten	—	—	4	16	19	10	2	1	1	—	—	53	—
411		—	—	2	16	22	10	3	—	—	—	—	53	—
412		—	—	8	21	18	6	1	—	—	—	—	54	—
413		—	—	1	8	19	8	1	—	—	—	—	37	—
414		—	—	2	15	15	6	1	—	—	—	—	39	—
zusammen		—	—	17	76	93	40	8	1	1	—	—	236	5,20
410	<i>speltoides</i>	—	—	1	1	3	12	11	4	—	1	—	33	—
411		—	—	—	—	2	12	14	2	—	—	—	30	—
412		—	—	1	3	9	17	5	—	—	—	—	35	—
413		—	—	—	—	3	5	5	1	1	—	—	15	—
414		—	—	—	—	5	7	5	1	—	—	1	19	—
zusammen		—	—	2	4	22	53	40	8	1	1	1	132	5,92
insgesamt	<i>vulg.</i> , Het. und <i>sp.</i>	2	23	67	108	117	93	48	9	2	1	1	471	5,21

dasjenige der Heterozygoten. Von noch grösserer Bedeutung als die Individuenzahl bei der Beurteilung der Speltoid-Homozygoten ist nun aber die Tatsache, dass diese Pflanzen oft — und zwar besonders in denjenigen Fällen, wo die Individuenzahl derselben klein war — in ihrer Entwicklung zurückgeblieben waren, was eine Verminderung des Ährchenabstandes mitgeführt hatte.

Aus der Tabelle 2 ist zu ersehen, dass die mittlere Ährenzahl

der Speltoid-Heterozygoten in 14 Fällen geringer war als diejenige der entsprechenden *vulgare*-Pflanzen; die Differenz ist aber hier wie bei dem Ährchenabstand in hohem Grade wechselnd, und zwar ohne Zusammenhang mit der relativen Individuenzahl. Nur in einem Falle

TAB. 4. Ährchenzahl bei den in Tab. 3 angeführten Nachkömmschaften.

Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen																	Summe	Mittel
		12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27			
410	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	—	2	1	2	7	4	4	6	2	2	—	1	31	—	
411		—	—	—	—	—	—	1	1	—	3	3	3	—	1	—	—	12	—	
412		—	—	—	—	1	—	—	1	9	2	1	3	3	2	—	—	22	—	
413		—	—	—	—	—	—	4	—	—	4	4	2	1	2	—	1	18	—	
414		—	—	—	—	—	1	1	2	1	1	5	3	2	3	1	—	20	—	
zusammen		—	—	—	—	1	3	7	6	17	14	17	17	8	10	1	2	103	21,63	
410	<i>Heterozygoten</i>	—	—	—	2	—	1	6	12	6	8	9	8	1	—	—	—	53	—	
411		—	—	1	—	—	2	3	9	6	9	9	7	6	1	—	—	53	—	
412		—	—	1	1	1	1	1	6	8	14	8	9	2	2	—	—	54	—	
413		—	—	—	—	—	1	2	6	8	8	6	5	—	1	—	—	37	—	
414		—	—	—	1	—	3	3	2	6	6	9	4	4	1	—	—	39	—	
zusammen		—	—	2	4	1	8	15	35	34	45	41	33	13	5	—	—	236	20,75	
410	<i>speltoides</i>	1	—	—	2	1	1	1	3	8	3	8	5	—	—	—	—	33	—	
411		—	—	—	1	1	1	2	6	8	7	2	2	—	—	—	—	30	—	
412		—	1	—	—	—	3	1	8	8	5	2	5	2	—	—	—	35	—	
413		—	—	—	—	—	—	1	3	2	4	4	—	1	—	—	—	15	—	
414		—	—	—	—	2	—	3	4	5	4	—	1	—	—	—	—	19	—	
zusammen		1	1	—	3	4	5	8	24	31	23	16	13	3	—	—	—	132	20,01	
insgesamt	<i>vulg.</i> , Het. und <i>sp.</i>	1	1	2	7	6	16	30	65	82	82	74	63	24	15	1	2	471	20,75	

(517) zeigen die Heterozygoten eine grössere Ährchenzahl als die *vulgare*-Pflanzen, diese Überlegenheit ist aber, variationsstatistisch gesehen, ihrer Kleinheit wegen ganz ohne Belang. Die Speltoid-Heterozygoten hatten durchgehends viel kleinere Mittel als die betreffenden Heterozygoten; dass diese Differenzen frappant gross sind, ist besonders der oft schlechten Entwicklung der *speltoides*-Individuen zuzuschreiben: wenn diese im ganzen eine bessere Ausbildung erreicht hätten, so wären die Differenzen nicht so gross gewesen.

Die Tabellen 3 und 4 können die Wahrscheinlichkeit meiner obigen

Behauptungen in bezug auf den Einfluss der Entwicklung auf den Ährchenabstand und die Ährchenzahl bestätigen. Denn diese Tabellen, die sich auf überhaupt wohl ausgebildete Pflanzen basieren, demonstrieren sehr schön eine Zunahme des Ährchenabstandes und eine Abnahme der Ährchenzahl in der Reihe *vulgare* — Heterozygoten — *speltoides*, wobei die Heterozygoten betreffs des Ährchenabstandes wie der Ährchenzahl ein ziemlich genau intermediäres Verhalten zeigen.

SUMMARY.

The author demonstrates the results of some studies concerning internode-length of spikes and number of spikelets by progenies originated from speltoid heterozygotes. 15 progenies (tables 1 and 2) belong to F_4 of a cross between two *vulgare*-types and 5 progenies (tables 3 and 4) are the F_2 of a cross between *vulgare* and *speltoides*, the latter derived from a cross between *vulgare* and *turgidum*. It is shown that the internode-length of spikes is larger and the number of spikelets smaller with the heterozygotes than with the corresponding *vulgare*-plants, and further — provided that a reliable conclusion could be drawn — that the internode-length is still larger and the number of spikelets still smaller with the homozygotic speltoids. The increase of internode-length and the decrease of number of spikelets in the series of *vulgare* — heterozygotes — *speltoides* are presented in an especially clear manner by F_2 of the cross of *vulgare* \times *speltoides*, where the heterozygotes have a character almost exactly intermediate in both respects.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KAJANUS, B. 1923. Genetische Untersuchungen an Weizen. Bibl. Gen. Berlin. (Noch nicht gedruckt.)
2. LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. Hereditas, Bd. III, Lund.
3. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Bot. Not. Lund.
4. VESTERGAARD, H. A. B. 1919. Iagttagelser vedrørende Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvede og Byg. Tidsskr. f. Planteavl, Bd. 26. København.

GENETIC STUDIES IN POLEMONIUM COERULEUM

BY C. H. OSTENFELD

COPENHAGEN

(A preliminary report)

INTRODUCTION.

IN 1915 I obtained from the then Imperial Botanical Gardens of Petrograd a series of seed samples of *Polemonium* species which next year were sown in the Botanical Gardens of Copenhagen. When the plants flowered in 1917, it became evident that they all belonged to one and the same species, viz.: *Polemonium coeruleum* L. Meanwhile they showed great variations, and therefore I thought it worth while to study their genetic behaviour.

Polemonium coeruleum has several advantages for genetic studies:

1. It is a perennial species; this makes it possible to compare parent plants with their offspring.
2. It has no vegetative propagation, and therefore it is easy to keep close-standing individuals free from each other (when over- or under-ground runners are present, a perennial species is not easy to have in dense cultures).
3. The flowers are rather large, and thus no difficulty arises when removing the anthers for castrating purposes. Furthermore the anthers do not open until the corolla has opened (the plant is distinctly proterandric).
4. It is self-fertile, and self-fertilized plants produce a fair amount of seeds.

The following variations were present in my cultures:

1. Pinnate (or more correctly pinnatifid) and bipinnate (or bipinnatifid) leaves.
2. Blue and white colour of the corolla.
3. Well developed large (normal) corolla and very small corolla the small and narrow lobes of which only protrude slightly between the sepals.
4. Perfect (hermaphrodite) flowers with long filaments and well de-

veloped anthers and female flowers with short and barren (rudimentary) stamens.

These factors may be combined in different ways.

It is well known that *P. coeruleum* L. is a very variable »species», and many forms (varieties) have been described. In »Das Pflanzenreich» we find that A. BRAND (1907) has tried to arrange the different variations into a system, but they do not agree with the variations here mentioned with the exception of the bipinnate form, which is treated as a separate species, viz. *P. sibiricum* D. Don; about this BRAND states: »Eine aus *P. coeruleum* durch Kultur entstandene Art; von der Stammform im Habitus ausserordentlich verschieden».

About the genetic behaviour of the forms of *P. coeruleum* very little seems to be known. The only experiments of which I know, are mentioned by K. V. O. DAHLGREN (1918) who refers to some experiments carried out by H. DE VRIES (1900) and adds his own experience. DE VRIES crossed the blue-flowered form with the white-flowered one, and found that in F_1 the blue colour was dominant. DAHLGREN made the same cross with the same result and also raised the F_2 -generation, in which a simple mendelian splitting occurred. He got 108 blue and 39 white (the theoretical numbers are 110,25 and 36,75).

My own experiments are still only in the beginning, as I have had very little time to spare and only restricted space for cultures. When I nevertheless already now publish a short preliminary report on my experiments, it is mainly because *I wish to ask assistance from other botanists to obtain seeds of forms of *P. coeruleum* and of other species of the genus.* I shall be very much obliged for such help.

DESCRIPTION OF THE VARIATIONS.

1. *Variations in the vegetative parts.*

As mentioned above a form with bipinnate leaves is present in my cultures; in this form (*sibiricum*) the folioles are not entire, but have split up into linear segments (see Fig. 1). This striking feature is well known in many plants. I need only mention, as examples, the laciniate form of *Chelidonium majus*, further a corresponding form (*R. laciniatus*) of *Rubus vulgaris* Whe., and *Sambucus nigra* L. var. *laciniata*. Forms of that kind have, most probably, originated as mutants and have been kept in cultivation for ornamental reasons.

Beside this variation my *Polemonium* cultures show that it

would be possible to distinguish between several types which differ in the number and shape of the folioles of the leaves. Other variations are found with regard to hairiness etc., but hitherto I have

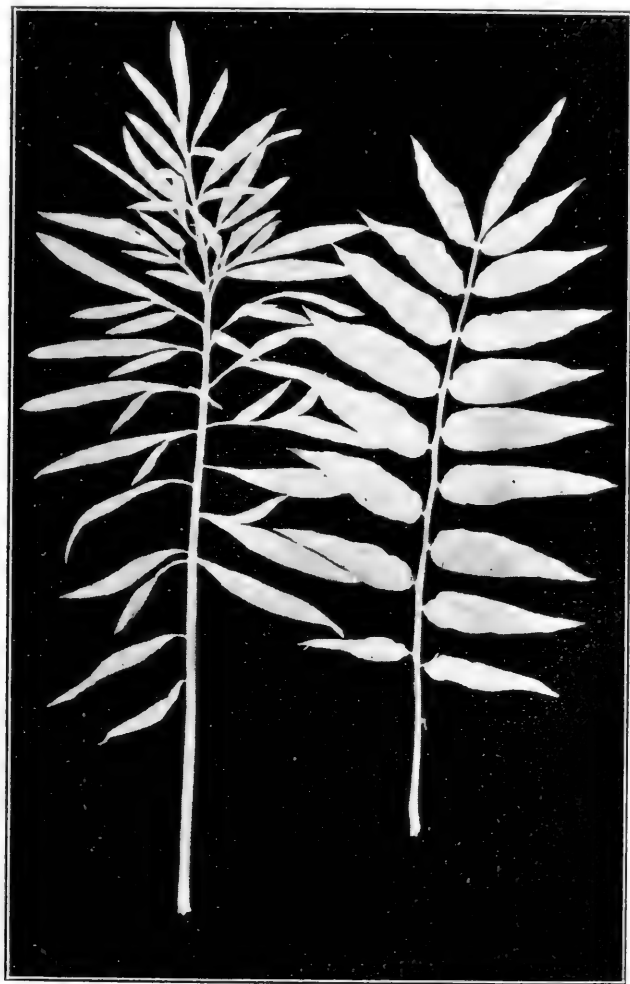


Fig. 1. *Polemonium coeruleum*. Leaf of the type (to the right) and of var. *sibiricum* (to the left). Nat. size.

not taken any of these variations into my studies.

2. Variations in the floral parts.

White-flowered forms of *P. coeruleum* are very common in cultivation. As true albinos they show absence of anthocyan not only in the corolla, but in all other parts of the plant.

Other colour variations also occur, as the blue colour may range from pale blue until a very dark blue; but pale forms are comparatively rare.

Both in blue-flowered and in white-flowered plants the inner side of the corolla sometimes has a distinct venation in this manner, that there is a dark ring-line near the bottom of the corolla and

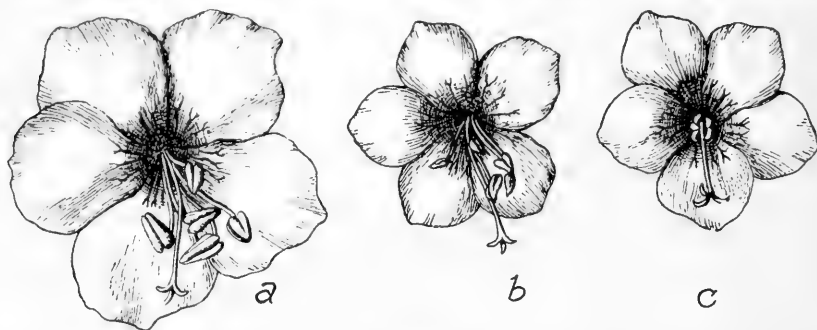


Fig. 2. *a*, Hermaphrodite flower; *b*, »intermediate» flower; *c*, female flower (*b* and *c* from the same inflorescence). ($\frac{2}{1}$ nat. size).

from there a fair number of veins radiate one third or halfway up on the corolla. This venation (see Fig. 2), which is more easily seen in the white-flowered plant than in the blue-flowered one, is a special character which is present or not without any relation to the colour of the corolla.

In the normal hermaphrodite plant the corolla is large and its

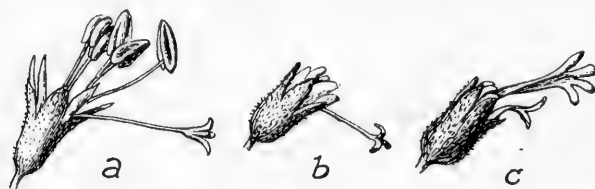


Fig. 3. *a*, Hermaphrodite flower; *b* and *c*, abnormal female flower; all three from the micropetalous type. ($\frac{2}{1}$ nat. size).

lobes are broad and obtuse (Fig. 2 *a*), in the female plant the corolla is smaller (Figs. 2 *b* and *c*), but otherwise of the same shape.

A very striking form has a minute corolla with narrow and acute lobes, nearly split to the ground. In this *micropetalous* form the corolla lobes are often not much longer than the sepals and very inconspicuous (see Figs. 3 *a—c*). The length of the lobes is,

however, somewhat variable; in some plants they are completely hidden behind the sepals. Both hermaphrodite plants - - in which consequently the stamens are much protruding (Fig. 3 *a*) - - and female plants show this micropetaly (Figs. 3 *b* and *c*).

The hermaphrodite plants have long filaments and the orange-red anthers are big and filled with pollen grains (Fig. 2 *a*), but from this type a series of steps lead over to a female type in which the stamens are quite rudimentary and very small and short (Fig. 2 *c*). In the »intermediate» types one or several of the stamens are more or less developed (Fig. 2 *b*), but usually they do not contain fertile pollen. Female and »intermediate» flowers sometimes occur in the same inflorescence, and it seems as if outer conditions have some influence upon the stage of development.

In the micropetalous form I have not found female flowers with rudimentary stamens, but only hermaphrodite flowers (Fig. 3 *a*) and purely female flowers (Figs. 3 *b* and *c*) in which the pistil is more or less abnormally developed, very often with several styles of irregular shape (Fig. 3 *c*). These plants do not set fruit, and artificial fertilization has been without result.

SOME GENETIC EXPERIMENTS.

In all my experiments the plants were protected against insect visits by bags of muslin. Artificial cross-fertilization was produced in the way that ripe anthers were taken off from a flower and rubbed on the stigma of the castrated flower to be fertilized. By self-fertilizing anthers from one flower were rubbed on another flower of the same inflorescence; here the flowers were not castrated.

The seeds were sown in the following spring in ordinary garden soil in pots and the young plants later planted out in lots; next year they flowered in June. Thus each generation takes two years for full development.

1. The bipinnate form (*P. coeruleum*, var. *sibiricum*).

- a. By self-fertilization of a blue hermaphrodite in 1917 I got (in 1919) 11 blue hermaphrodites and 1 blue hermaphrodite with bipinnate leaves. The later (No. 500 *b*) was self-fertilized and gave (in 1921) 32 bipinnate plants (F_2), one of which (No. 575) was again self-fertilized, and gave 18 bipinnate rosettes in 1922 (F_3).
- b. One of the normal blue hermaphrodites of 1919 (No. 500 *a*)

was self-fertilized and gave in 1921 as F_2 44 normal and 15 bipinnate. Again one of these (No. 514 c) was self-fertilized and gave in 1922 only bipinnate plants (F_3).

- c. A white hermaphrodite with bipinnate leaves (No. 520) was present in a plot of plants from seeds from Haage & Schmidt (1919—20). In 1921 it was self-fertilized and gave in 1922 only bipinnate plants (46 individuals).
- d. A blue female with bipinnate leaves (No. 498 b) was, in 1919, crossed with a blue hermaphrodite with bipinnate leaves (No. 500 b). The offspring (53 individuals) were all bipinnate.
- e. A white female with bipinnate leaves (No. 507 c) was in 1921 crossed with a normal blue hermaphrodite (No. 514 a, offspring of No. 500 a). The plants raised in 1922 (179 individuals) do not show any sign of being bipinnate.

Thus it appears from these experiments that *the bipinnate factor is recessive*.

2. *Micropetaly* (*P. coeruleum*, var. *micropetalum*).

- a. In my original cultures I had one blue-flowered hermaphrodite with micropetaly. This plant was self-fertilized in 1917 and gave an offspring of only 4 individuals (No. 501), all micropetalous, but two more than the others. Two were white-flowered (Nos. 501 b and 501 d), one blue-flowered (No. 501 a), and the fourth was an abnormal form with no stamens and teratological pistils; it was sterile. The three others were self-fertilized in 1919 and all the offspring showed micropetaly (altogether 61 individuals).
- b. Also self-fertilization of a micropetalous plant with bipinnate leaves (No. 502 a) gave an offspring of only micropetalous individuals (121 individuals).
- c. One of the offspring (No. 517) of the plant mentioned above (No. 501 b), a white-flowered micropetalous plant, was in 1921 crossed with an ordinary white-flowered hermaphrodite. The seedlings have not yet flowered, and before next year it is not certain, if micropetaly — what seems perhaps probable — is a simple recessive factor.

3. *White colour recessive to blue colour*.

This fact was shown, as mentioned above, by DE VRIES and DAHLGREN, and one of my experiments confirms it: A white female (No. 497 a) was, in 1919, crossed with a blue hermaphrodite (No. 500 a). The offspring of 22 individuals were all blue.

4. Sex-inheritance.

The female plants with normal corolla are mentioned above (p. 20) as having rudimentary stamens, and in some cases the stamens are more developed than in others, so-called «intermediate» plants. From this observation it seemed already probable, that the inheritance of sex would be rather complex. The same fact is well known from earlier investigations with other polygamous plants (e. g. CORRENS with *Plantago lanceolata*, *Silene vulgaris*, *Satureia hortensis*, RAUNKJER with *Knautia arvensis*, *Thymus vulgaris*, and Miss PELLEW with *Campanula carpatica*), and my experiments point in the same direction.

- a. The offspring mentioned above under 1 d of 53 individuals with bipinnate leaves consisted of 41 females, 9 females with single more developed stamens and 3 hermaphrodites (thus 50 more or less females to 3 hermaphrodites).
- b. In 1917 a white female was crossed with a white hermaphrodite; the offspring (No. 497) consisted of 120 females and 18 hermaphrodites (some with not all stamens well developed). One of the female plants (No. 497 a) was in 1919 crossed with a white hermaphrodite (No. 499 a); the offspring (No. 504) gave only 13 females. The same female F_1 (No. 497 a) was in 1919 also crossed with a blue hermaphrodite (No. 500 a, see also under 3 above); the offspring was 13 females and 9 females with single more developed stamens; thus probably all females.
- c. In 1917 a blue female was crossed with a blue hermaphrodite; the offspring (No. 498) in 1919 contained 39 females¹, some of which with more developed stamens, and 3 hermaphrodites in which not all the stamens were fully developed. One of the female plants (No. 498 a) was, in 1919, crossed with a blue hermaphrodite (No. 500 a); the offspring (No. 509) contained 23² females (a few with single more developed stamens) and 4 hermaphrodites. Another of the female plants (No. 498 e), one which had some stamens more developed, was in 1919, crossed with the same blue hermaphrodite (No. 500 a); the offspring contained 18 females³ (a few with single more developed stamens) and 9 hermaphrodites.

If we leave the last experiment out as the mother plant was not a «pure» female, we get from these experiments altogether

¹ Two of these were white-flowered and three had bipinnate leaves.

² Amongst these 11 had bipinnate leaves. ³ Amongst these 8 had bipinnate leaves.

267 females and 28 hermaphrodites, thus nearly 9 : 1 or 9,5 % hermaphrodites, see Table 1.

TABLE 1.
Polemonium coeruleum.

$\text{♀} \times \text{♂}$	♀	♂	♂ %	
498 b \times 500 b (1919)	50	3	5,7	9 of the 50 females had some more developed stamens.
$\text{♀} \times \text{♂}$ (1917)	120	18	13	
497 a \times 499 a (1919)	13	—	—	9 of the 22 females had some more developed stamens.
497 a \times 500 a (1919)	22	—	—	
$\text{♀} \times \text{♂}$ (1917)	39	3	7,1	
498 a \times 500 a (1919)	23	4	14,8	
Total	267	28	9,5	

- d. Amongst the 18 hermaphrodites in Exp. 4b two were self-fertilized in 1919; both gave a rather meagre and much complex offspring: No. 497b gave 12 females, 5 hermaphrodites and 2 abnormal plants with no fully developed flowers, and No. 497 c gave 6 females and 3 hermaphrodites, but as a few of these plants were blue-flowered there are probably some experimental errors and the figures are not fully reliable.
- e. Also one of the 3 hermaphrodites in Exp. 4c (No. 498d) was self-fertilized with result that the offspring contained 14 females (2 white-flowered and 3 with bipinnate leaves) and 9 hermaphrodites (3 white-flowered).

TABLE 2.

	♀	♂	
497 b ♂ { self-fertilized (1919)	12	5	and 2 abnormal plants
497 c ♂ { offspring of $\text{♀} \times \text{♂}$ } » » »	6	3	
498 d ♂ { » » »	14	9	
498 e ♀ with some stamens \times 500 a, ♂	18	9	
Total	50	26	(34,2 % ♂)

If we dare draw any conclusion from these very insufficient dates it would be that the ratio of hermaphrodites is much larger (34 % ♂) when we cross females with some more developed stamens with hermaphrodites or self-fertilize hermaphro-

dites raised from crosses between females and hermaphrodites; see Table 2.

f. On the other hand self-fertilized true hermaphrodites give either only hermaphrodites or very few females:

1. A blue hermaphrodite was self-fertilized in 1917, the offspring was 12 hermaphrodites and one of these (No. 500 a) gave an F_2 -generation of 59 hermaphrodites. See also the Exp. 1 a and b.
2. A white hermaphrodite was self-fertilized in 1917; the offspring was 40 hermaphrodites and 2 females.

These results agree in the main with e. g. RAUNKJER's studies in *Thymus vulgaris* and *Knautia arvensis*.

We may generalize the results hitherto obtained in the following way:

By crossing females with hermaphrodites the offspring is mainly female with few (9.5 % ♂) hermaphrodites. The «intermediate» types give an offspring of more females than hermaphrodites (34 % ♂), and the true hermaphrodites give mainly hermaphrodites (ca. 99 % ♂) with very few females.

g. It was mentioned above (p. 21) that in the *micropetalous* form we had either hermaphrodites or abnormal females with no trace of stamens and without power to be fertilized.

The offspring of the original micropetalous plant referred to in 2 a consisted of 3 hermaphrodites and one abnormal female. The three hermaphrodites gave after self-fertilization respectively 28 ♂ 9 ♀; 7 ♂ 5 ♀ and 9 ♂ 3 ♀, in total 44 ♂ and 17 ♀. The result shows more females (28 % ♀) than when self-fertilizing true hermaphrodites of the normal type.

From this short report it appears, I think, that the forms of *Polemonium coeruleum* exhibit many interesting problems, but also that the studies are only at the beginning. I hope to be able to continue them, and in a larger scale.

LITERATURE CITED.

1. BRAND, A. 1907. Polemoniaceæ, in Das Pflanzenreich, IV. 250.
2. CORRENS, C. 1904. Experimentelle Untersuchungen über Gynodioecie. Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. 22.

3. CORRENS, C. 1905. Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. Ibid. 23.
 4. — 1906. Die Vererbung der Geschlechtsform bei der gynodiöcischen Pflanzen. Ibid. 24.
 5. — 1908. Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen. Ibid. 26 a.
 6. — 1907—08. Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit, I—II. Jahresb. f. wiss. Botanik. 44, Heft 1 und 4.
 7. DAHLGREN, K. V. O. 1918. Ueber einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium majus* L., *Polemonium coeruleum* L. und *Lactuca muralis* L. Svensk Bot. Tidskr. 12.
 8. PELLEW, CAROLINE. 1917. Types of segregation. Journ. of Genetics. VI.
 9. RAUNKJÆR, C. 1906. Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Bull. Acad. roy. d. sc. et litt. Danemark. 1906. No. 1.
 10. VRIES, H. DE. 1900. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. Deutsch. bot. Gesellsch., 18.
-

T W I N S A N D H E R E D I T Y

BY GUNNAR DAHLBERG

INSTITUTE OF RACE BIOLOGY, UPPSALA

ON the initiative of Professor LUNDBORG some preliminary studies have been made in the literature bearing on the question of twins born from one ovum and from two ova, and as to whether twin-birth is inherited. As it seems to me that this question of the inheritance of twin-birth has been placed in a false position, perhaps a few remarks may be considered justified at present.

The foundation in this field of research has been laid by WEINBERG, who came to the conclusion that the power of producing twins from two ova is inherited, while the inheritance of the capacity of producing twins from a single ovum could not be proved. WEINBERG expresses his views very modestly, but later writers have generalized his conclusions in rather a careless manner. The view held by WEINBERG that the power of giving birth to twins from two ova is inherited while the inheritance of twin-birth from one ovum is uncertain has been quoted as being a more or less established fact by such investigators as PRINZING, RUMPE and BONNEVIE. Writers of text-books speak only of twins in general without differentiating between such from one ovum or from two. LENZ, apparently from purely theoretical motives and without adding any new facts, assumes the inheritance of twin-birth from both one ovum and from two.

In his first work, in 1904, WEINBERG inserts the following table and draws his conclusions in the following manner: —

»A subtraction gives the following numbers for births from one ovum: $1987 - 778 = 1209$ cases in 5645 births and 64 pairs of twins.

Among the relatives of two ova twin-births are found in a ratio of 1 : 44. The corresponding ratio for twins from one ovum is 1 : 88. This difference is very significative. The number of births from one ovum corresponds very nearly with the percentage for the whole population, the frequency of twins in Stuttgart being in ratio of 1 : 92.

So far, therefore, the inheritance of the capacity of giving birth to twins can be shown only in the case of two-egg twins.»

WEINBERG uses here his differentiation method. He starts from the supposition that, with the birth of twins from two ova, the sex of

*Cases of more than one child at a birth in Stuttgart
and 4 additional villages.*

	Twins of the same sex			Twins of different sexes			
	Material examined	Total number of births	With more than one child at a birth	Material examined	Total number of births	With more than one child at a birth	
Of the mother	of the twin- mothers	579	3970	61	254	1848	45
» » sister ...		575	2579	55	201	1022	24
» » daughter		833	3430	44	323	1464	27
Total among the relations of the twins mother		1989	9979	160	778	4334	96

the one twin is determined quite irrespective of that of the other one, and that chances are equal for its being a boy or a girl. In such a case the number of pairs of different sexes (made up of a boy and a girl) and the number of pairs having the same sex (two boys or two girls) ought to equal each other. If now the number of the two-sexed pairs in a certain collection of twin material is known this figure has only to be doubled to give the whole number of twins born from two ova. If, on the other hand, this figure is subtracted from the total number of twins, the remaining number must represent the number of twins born from one ovum.

The method has been criticized by several workers (AHLFELD etc.), but on the whole, WEINBERG has been able to defend it successfully. It is peculiar to find the WEINBERG method so little known in the English-speaking world. MARGARET W. COBB published a work, as late as 1915, on the same method, evidently without having any knowledge of WEINBERG's work, and used it to determine the number of births from one ovum in Connecticut, etc.

However, let us return to the above table. WEINBERG finds that among the nearest relatives of the mothers producing twins from two ova twin-births occur in the ratio of 1 : 44. Among the rest of the population in this district (Stuttgart with 4 villages) the ratio of twin-births is 1 : 92. Thus among the relations of the mothers of these twins twin-birth appears about twice as often as among the rest of the population; this speaks in favour of the view that the capacity of giving birth to twins from two ova is inherited.

On the contrary, among the nearest relatives of twins born from one ovum twin-births occur in a ratio of 1 : 88. Compared with the number of twin-births among the rest of the population, the ratio of which is 1 : 92, no proof can be shown to be established, as WEINBERG points out, as to the inheritance of the power of giving birth to twins from a single ovum.

However, as one does not know, and with the method employed cannot know, how many of these twin-births among the nearest relative of the mothers giving birth to twins from one ovum are at the same time one-egg births, one ought not to attach too great value to the above figures as proof against the possibility of the hereditary nature of one-egg twin-births.

Let us assume that all these twins, born by the relatives of mothers of one-egg twins, also were produced from one ovum. As it is shown that among the births in the whole population twins born from one ovum occur in the ratio of about 1 : 300 (according to the differentiation method) the ratio 1 : 88 among the relatives would represent three times the number characteristic of the rest of the population. There is in such a case good reason to believe that the capacity of giving birth to twins from one ovum is inherited.

Thus granted that 60 per cent of the twins born by the mother's relatives are produced from one ovum the frequency of one-egg twins among the relatives of the mothers of one-egg twins is twice that of the whole population.

WEINBERG now frankly assumes that 30 per cent (i. e. the same percentage found in the whole population) of the twins belonging to the nearest relatives of the mothers of one-egg twins also were produced from one ovum.

WEINBERG also assumes that the mothers giving birth to twins of different sexes from two ova not only are equal to the number of mothers giving birth to twins of the same sex from two ova (= the hypothesis of the differentiation method: see above) but that both these categories of mothers also have an equal number of relatives and, further, that these relatives have an equal number of children, and, finally, that among these children the same percentage of twins are to be found.

The final figures, 64 pairs of twins (in 21 cases from one ovum!) in 5645 births among the relatives of mothers who have given birth to twins from one ovum, rest, therefore, upon a great many assumptions, which are more or less hypothetical. It is evident that such

figures are far from exact. The conclusion reached by WEINBERG that the inheritance of the capacity of twin-birth from one ovum cannot be proved by this method must be considered as well founded. It is to go too far, on the other hand, to assert that the method has proved that an hereditary capacity does not exist.

WEINBERG has again discussed this problem in a later work published in 1909. He makes use of about the same material and adds no new ideas bearing upon this question. To avoid repetition I shall not discuss this paper here.

Of later investigations into these problems only those made by BONNEVIE and DAVENPORT are of any interest from the point of view of heredity. Other genealogical investigations have had too little material to work with and have been of a more or less casual type; in general no difference has been made, or could be made, between twins born from one ovum or from two.

BONNEVIE has examined the Ringebu families and has found that in certain branches twin-births appear in 7,7 per cent of the births (1151 births with 87 cases of more than one birth at a time). BONNEVIE has further found that, according to WEINBERG's differentiation method, about 80 per cents of these twin-births arise from two ova and about 20 per cent from a single ovum. (The exact figures are not given). »Thus», BONNEVIE writes, »it is the twins born from two ova which characterize these branches of the family as »burdened»; it is the two-egg twin-births which we first and foremost must examine in regard to inheritance». BONNEVIE states later on that »WEINBERG has also, in his statistical work, abandoned all thought of the one-egged twin-births being hereditary.»

Twin-births from two ova occur, according to WEINBERG, in 0,95 per cent of the births in Norway, and twin-births from one ovum in 0,38 per cent of the births (in WEINBERG's table the headings are reversed and the decimal point has been dropped. Arch. f. Rassenbiol. 1909, page 333).

According to BONNEVIE 20 per cent of the 7,7 per cent of twin-births in the Ringebu families are one-egg twin-births; in other words, 1,54 per cent of the births are of this nature. Furthermore, 80 per cent of the 7,7 per cent of twin-births, that is 6,16 per cent, are from two ova. Thus in the Ringebu families there occur 6,16 per cent two-egg births as compared with 0,95 per cent characteristic of the population in general, i. e. something more than 6 times as many.

With regard to one-egg births 1,54 per cent are found in the

Ringeby families while only 0.38 per cent occur in the general population, i. e. 4 times as many.

We thus find that in these families there is a great increase in the number of twin-births from both one ovum and from two, and, further, that this increase certainly is somewhat greater in the case of those from two ova. The difference, however, is altogether too inconsiderable to allow the assumption to be made, that the disposition of giving birth to twins is inherited only in the case of two-egg twins. Indeed, the values obtained seem to indicate the hereditary nature of twin-birth both from two ova and from one ovum.

Contrary to the other authors here mentioned DAVENPORT also supposes that the tendency to 1-egg twins is inherited. He does not, however, enter upon a critic of the older studies. DAVENPORT bases his hypothesis principally on the following data.

»If instead of considering the cases of twins in general we pick out those of certain (or highly probable) *identical* twins, then we find, in 30 families with such twins, that the mothers came from fraternities in which (in 77 labors) there were 13 per cent twin labors, and the fathers came from fraternities in which (in 38 labors) there were 13 per cent twin labors. Here we see that there is an equality of the maternal and paternal influence and that there is a larger proportion of relatives of *identical-twin* producers who are twins than of producers of *twins in general*. Indeed the occurrence of twin-offspring to the fraternities of the parents of identical-twin producers is proportionally 12 times as common as in the population at large.»

This material seems, however, too limited to allow quite definite conclusions. On the male side his statistics embraces 5 plural births among 38 labors and on the female side 10 plural births among 77 labors. Further it has to be reckoned with that some of these plural births may be two egged (no statements are made as to similarity or dissimilarity of sexes).

If however any conclusions should be drawn from this material it is rather that a tendency exists to inheritance of one egg twins. Conformably to what is previously stated in these pages this inheritance seems also from other points of view to be very probable.

In this connection it may be interesting to make a comparison with the conditions found among mammals in general. Among most of the mammals pluriparous birth depends upon the detachment of several eggs. That this kind of pluriparous birth is inheritable is evident. However, NEWMAN and PATERSON have recently proved that

different species of *Dasypos* (armadillos) give birth to young from one egg, and that the number of young, which arise from this single egg, varies with the different species. On the whole, the number is fairly constant, e. g. in *Dasypos Novembicatus* 4 young from the egg; in *Dasypos hybridus* usually 8, but sometimes more, even up to 12. The capacity of giving birth to a number of young from one egg is thus a hereditary feature in these animals. Therefore, from a general biological point of view, there is no reason for denying (as BONNEVIE does) the possibility of the hereditary nature of twin-birth from one ovum.

This fact together with the facts previously stated considerably strengthen the belief that the capacity of giving birth both to two-egg and to one-egg twins is inherited even if the question of the mode of the inheritance of twin-birth from several points of view is far from being solved. It is, of course, unnecessary to point out that exact countings would be much more valuable than the more or less exact data obtained by means of WEINBERG's differentiation method; it is equally clear, however, that the practical difficulties in the way of obtaining such values are well-nigh unsurmountable.

LITERATURE CITED.

1. AHLFELD, F. 1902. Wie stellt sich das Verhältniss der eineiigen Zwillinge zu den zweieiigen? Zeitschrift f. Geburtshilfe u. Gynäkologie. Bd. 47, Heft 2.
2. BAUR, E., FISCHER, E., LENZ, F. 1921. Grundriss der menschlichen Erbliehkeitslehre und Rassenhygiene. Bd. 1. München.
3. BONNEVIE, K. 1919. Om tvillingfødslers arvelighed. Norsk Mag. f. Laegev. N:o 8.
4. COBB, M. W. 1915. Evidence bearing on the origin of human twins. Science N. S. N:o 41, p. 501.
5. DAVENPORT, CH. B. 1920. Influence of the male in the production of human twins. The American Naturalist. Bd 54.
6. NEWMAN, H. 1917. The Biology of Twins. Chicago.
7. PRINZING, F. 1907. Die örtlichen Verschiedenheiten der Zwillingshäufigkeit und deren Ursachen. Zeitschrift f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 60, p. 420.
8. RUMPE, K. 1891. Über einige Unterschiede zwischen eineiigen und zweieiigen Zwillingen. Zeitschrift f. Geburtsh. u. Gynäk.
9. WEINBERG, W. 1902. Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Mehrlingsgeburten beim Menschen. Pflügers Archiv f. d. gesamt. Physiologie, Bd. 88.
10. — 1903 a. Methode und Ergebnis der Erforschung der Ursachen der Mehrlingsgeburten. Virchows Arch. 171, p. 340.
11. — 1903 b. Neue Beiträge zur Lehre von den Zwillingen. Zeitschrift f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 48, p. 94.
12. — 1909. Die Anlage zur Mehrlingsgeburt beim Menschen und ihre Vererbung. Archiv f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie.

EINE MUTMASSLICHE VERLUSTMUTATION BEI PISUM

VON HANS TEDIN
SVALÖF

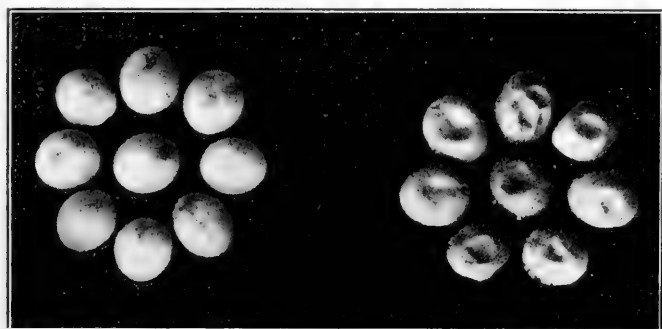
DIE Svalöfer Erbsensorten Solo- und Schroterbse, welche 1906 zum ersten Mal in den Handel gebracht wurden, sind beide in der Mitte der 1890-er Jahre durch Pedigreeauslese aus einer schottischen Futtererbse (»Early Britain») gezüchtet. In diesem Zusammenhang interessiert uns indessen nur die Schroterbse. Sie ist eine *arvense*-Rasse mit »gewöhnlichen» roten Blüten (die Fahne licht purpurrot, die Flügel tief purpurfarbig). Ihre Samen sind gross, kugelig, über der Radicula und auf der entgegengesetzten Seite meistens mehr oder weniger abgeplattet oder eingedrückt, im übrigen mehr oder weniger runzelig (»indent» bei englischen Genetikern). Die Samenschale ist einfarbig, graugelb bis graubraun in verschiedenen Nuancen.

Ausser diesen zwei wurden auch mehrere andere Rassen durch Formentrennung aus derselben schottischen Sorte gewonnen, und unter diesen war es besonders eine, unsere Stammbuchnummer 0301, die sehr geeignet war, eine spezielle Aufmerksamkeit auf sich zu lenken. Von sowohl der Schroterbse, wie von allen anderen mir bekannten, oder, sofern ich weiss, in der Literatur erwähnten *arvense*-Sorten mit roten Blüten, trennt sie sich durch fast kugelrunde, zuweilen jedoch ein wenig abgeplattete, *glatte* Samen mit *durchscheinend fast farbloser Schale*, und weil die Cotyledonen gelb sind, wird infolgedessen auch die Samenfarbe gelb, doch ein wenig dunkel und oft mit einem Stich ins grüne. Das einzige, das an *arvense*-Samen erinnert, ist ein kleiner dreieckiger graubrauner Fleck über der Chalaza und zwei davon ausgehende, langgestreckte Flecken von gleichfalls graubräunlichem Anflug, die zu beiden Seiten des Hilums und in einiger Entfernung davon orientiert sind. (Siehe Fig. Seite 34). Der genannte Anflug ist indessen nicht selten wenig deutlich, und die Samen erinnern dann, wenn sie wohl ausgebildet und gut gereift sind, nicht selten an gelben *Pisum sativum*-Samen. Es gibt ja nämlich auch *sativum*-Sorten, die mehr oder weniger abgeplattete oder eingedrückte Samen haben. Die Samenfarbe behält sich auch bei 0301 gleich wie bei *sativum*-Rassen ganz

unverändert bei, während sie, wie bekannt, bei anderen *arvense*-Rassen mit zunehmendem Alter mehr und mehr dunkel braun wird. In den Sammlungen habe ich 23 Jahre alte 0301-Samen, die ihre Farbe nicht sichtbar verändert haben, sondern noch heute ebenso gelb sind wie bei der Ernte.

Schon 1900 hörte ich mit dem Anbauen der 0301 auf, und während der folgenden Jahre bis 1911 kam sie nur in den Sammlungen vor. Da ich während des zuletzt genannten Jahres mit dem Anbau wieder anfang, musste ich darum die Aussaat der Ernte von 1899 nehmen, die auch, obgleich 12 Jahre alt, sehr gut keimte.

Im Jahr 1910 war nämlich die Rasse 0301 in einer neuen Elite der Schroterbse wieder aufgetaucht, und es war dieser neue Fund,



0301.

Schroterbse.

der die Veranlassung zum nochmaligen anbauen der alten 0301 gab. Der Kürze wegen nenne ich die »neue« 0301 a.

Die fragliche neue Schroterbse-Elite, die aus der ersten durch eine neue Pedigreeauslese 1904 gewonnen worden war, wurde 1909 der hiesigen Allgemeinen Schwedischen Saataktiengesellschaft, die unter gewissen bestimmten Bedingungen alle von dem Schwedischen Saatzuchtverein gezüchteten Sorten übernimmt, abgegeben und es war also schon in der ersten Ernte bei der Gesellschaft, wo die 0301 a gefunden wurde. Keine anderen von der Schroterbse in irgend einer Hinsicht abweichenden Typen waren in der Elite zu entdecken.

Im Zusammenhang mit der mehr kugeligen Form sind die Samen bei der 0301 und 0301 a auch ein wenig kleiner als die der Schroterbse. Das Gewicht von 1000 Körner und der Samendurchmesser liegen also bei jener im Durchschnitt etwa 25 Gram bzw. 0,30 mm. unter denen der Schroterbse. Und schliesslich ist im Zusammenhang mit der Samenverminderung auch die Hülsendicke ein wenig, im Durchschnitt

cirka 1 mm., verkleinert. Da ich von einem Zusammenhang zwischen den genannten Abweichungen von der Schroterbse spreche, will ich jedoch selbstverständlich damit nichts von der wahren Natur dieses Zusammenhangs gesagt haben, denn davon weiss ich gar nichts.

In allen übrigen Hinsichten stimmen die beiden 0301 mit der Schroterbse vollständig überein. Das Grüne der Pflanzen ist dasselbe und so auch die Pflanzenhöhe, bei normaler Entwicklung cirka 1,20 m. Die Hülsenlänge bzw. Hülsenbreite ist durchschnittlich auch gleich, cirka 60 bzw. 13 mm. Das Aufblühen hat, bei gleichzeitiger Aussaat, jedes Jahr bei allen drei fast an demselben Tag angefangen und die Reife ist auch ohne Ausnahme gleichzeitig eingetreten. In voller Übereinstimmung hiermit entwickelt sich auch die erste Blüte bei allen drei in denselben (3.—4.) Blattwinkeln, die jedoch während verschiedener Jahre ein wenig wechseln können. 1916 hatten also 80—90 % der Pflanzen die erste Blüte in den 12.—15. Blattwinkeln, 1912 dagegen in den 15.—16. Die Blüte- und Reifezeit stehen nämlich, wie ich schon vor mehr als 20 Jahren näher gezeigt habe, bei den Erbsen in einem direkten und bestimmten Verhältnis zu einander und zwar so, dass in je niedrigerem Blattwinkeln, von unten gerechnet, die erste Blüte sich entwickelt, desto früher ist die Sorte und umgekehrt (TEDIN 1899).

Die von mir ausgeführten Kreuzungen zwischen der 0301 bzw. 0301a und der Schroterbse haben ausnahmslos dasselbe Resultat gegeben. F_1 stimmt betreffs der Samen mit der Schroterbse vollständig überein. In F_2 und F_3 tritt rein monohybride Spaltung ein. Für die eine dieser Kreuzungen werden hier in den Tabellen 1 und 2 die in F_2 bzw. F_3 erhaltenen Primärzahlen angeführt.

Wie aus diesen Tabellen hervorgeht, stimmen die erhaltenen Spaltungszahlen, wenn wir mit den Summen derselben rechnen, mit den erwarteten sehr gut überein. Die Differenzen sind ohne Ausnahme beträchtlich kleiner als die mittleren Fehler. Bei den einzelnen Nachkommenschaften sind dagegen die Abweichungen von den theoretischen Zahlen oft sehr gross, was selbstverständlich teilweise mit der allzu kleinen Individuenzahl zusammenhängt. Aber selbst wenn man von dieser Ursache absieht, kann man, ohne Gefahr sich zu irren, davon ausgehen, dass die Abweichungen jedenfalls nur zufällig sind, und dies schon darum, weil sie nicht in einer bestimmten Richtung gehen, indem bald der Schroterbsetypus und bald der Andere überzählig ist.

Eine 1914 ausgeführte Kreuzung, Schroterbse ♀ × 0301 ♂, spal-

tete in F_2 in zusammen 48 Pflanzen von jener und 15 Pflanzen von dieser, pro 4 berechnet also im Verhältnis $3,05 : 0,95$, $m_k \pm 0,22$ und $D/m_k 0,23$.

Von 45 in F_3 ausgesäten Schroterbse- F_2 -Pflanzen dieser Kreuzung zeigten sich, in voller Übereinstimmung mit dem erwarteten Verhältnis $1 : 2$, 15 konstant, während 30 spalteten, und dies in zusammen

TAB. 1.
Schroterbse ♀ × 0301 ♂ und reciprok.
Spaltung in F_2 .

Feldnum- mer 1917	F_2 . Anzahl Pflanzen			Feldnum- mer 1917	F_2 . Anzahl Pflanzen		
	Schroterb- se-Type	0301a- Type	Summe		Schroterb- se-Type	0301a- Type	Summe
252	8	5	13	272	24	5	29
253	17	3	20	273	22	8	30
254	4	3	7	274	12	7	19
255	11	6	17	275	17	9	26
256	12	6	18	276	4	—	4
257	11	5	16	277	5	3	8
258	13	7	20	278	13	2	15
259	13	4	17	279	7	2	9
260	4	1	5	280	10	5	15
261	10	6	16	281	24	4	28
263	4	1	5	282	17	4	21
264	12	4	16	283	17	2	19
265	9	5	14	284	6	2	8
266	19	7	26	285	10	3	13
267	20	8	28	Summe	404	145	549
268	11	9	20	Pro 4 berechn. $2,94 : 1,06$.			
269	12	6	18	$m_k \pm 0,074$.			
270	10	1	11	$D/m_k 0,81$.			
271	16	2	18				

$312 : 128$, pro 4 berechnet $2,84 : 1,16$, $m_k \pm 0,83$ und $D/m_k 1,94$, also eine viel schlechtere Übereinstimmung mit dem erwarteten als in den übrigen Fällen, was indessen ganz gewiss nur auf Zufälligkeit beruht.

Schliesslich waren bei zwei anderen, 1915 ausgeführten Kreuzungen (Schroterbse ♀ × 0301 ♂ und reciprok) die Spaltungszahlen in F_2 zusammen $689 : 225$, pro 4 berechnet $3,02 : 0,98$, $m_k \pm 0,057$ und $D/m_k 0,35$, also eine schöne Übereinstimmung mit dem erwarteten. Von dieser Kreuzung wurde keine F_3 ausgesät.

TAB. 2. *Schroterbse* ♀ × 0301 a ♂ und reciprok. Spaltung in F_3 von Nachkommenschaften *Schroterbse* gleichen F_2 -Pflanzen.

Feldnum- mer 1918	F_3 . Anzahl Pflanzen			Feldnum- mer 1918	F_3 . Anzahl Pflanzen		
	Schroterb- se-Type	0301a- Type	Summe		Schroterb- se-Type	0301a- Type	Summe
166	11	—	—	226	16	6	22
167	19	8	27	230	12	4	16
168	37	10	47	231	24	—	—
169	16	—	—	232	16	3	19
170	17	5	22	233	12	2	14
171	9	7	16	234	7	2	9
175	10	2	12	235	13	2	15
176	19	5	24	236	7	4	11
177	17	—	—	237	5	1	6
178	7	4	11	238	21	3	24
179	7	5	12	239	11	—	—
180	16	—	—	240	12	—	—
181	17	8	25	241	11	3	14
182	23	8	31	242	9	—	—
183	17	1	18	243	10	—	—
184	18	7	25	244	5	7	12
187	10	3	13	245	4	2	6
188	17	5	22	246	7	4	11
189	12	—	—	247	12	10	32
190	11	4	15	248	10	—	—
191	11	3	14	249	16	—	—
193	6	5	11	250	9	7	16
199	12	—	—	251	9	7	16
200	16	—	—	252	14	3	17
201	14	3	17	253	26	12	38
202	9	5	14	254	28	10	38
210	11	2	13	255	21	—	—
211	19	4	23	Summe Indiv. der spaltenden Nachk.			
214	15	4	19				
215	10	2	12	634			
216	10	1	11	222			
217	10	4	14	856			
218	21	—	—	Pro 4 berechn. $2,96 : 1,04$. $m_k \pm 0,059$. $D/m_k 0,68$			
219	13	6	19				
220	16	—	—	Anzahl konst. Nachk.: spalt. 20 : 47. Pro 3 berechn. $0,90 : 2,10$. $m_k \pm 0,172$. $D/m_k 0,58$.			
221	11	—	—				
222	15	4	19				
223	12	—	—				
224	9	5	14				
225	16	—	—				

Es ist vielleicht auch eine Spaltung in Bezug auf die Samengrösse und Hülsendicke vorgekommen, aber infolge der, im Verhältnis zu den, wie wir oben gesehen haben, kleinen erblichen Verschiedenheiten, grossen Modifikationen dieser Eigenschaften ist eine Spaltungsanalyse fast unmöglich, und ich habe auch darum, ohne einmal einen Versuch zu machen, auf eine solche verzichtet.

Alle in F_3 ausgesäten 0301- und 0301 a- F_2 -Pflanzen, zusammen 37, sind durchaus konstant gewesen.

Drei zwischen den beiden 0301 (auch reciprok) ausgeführte Kreuzungen zeigten auch keine Spaltung, sondern gaben sowohl in F_1 wie in F_2 die Eltern durchaus zurück. Dass sie nicht nur phänotypisch sondern auch genotypisch miteinander identisch sind, unterliegt also keinem Zweifel.

Bei Kreuzungen zwischen den beiden 0301 und »gewöhnlichen« weissblühenden Rassen habe ich ohne Ausnahme F_1 mit »gewöhnlichen« grauen und gerunzelten *arvense*-Samen erhalten. Bisher habe ich leider keine Gelegenheit gehabt diese Kreuzungen auch in den F_2 und F_3 zu verfolgen, aber hoffe nächstes Jahr diesem Mangel abhelfen zu können.

Aber wodurch war die 0301 entstanden, als sie in der neuen Schroterbse-Elite 1910 wieder gefunden wurde? Eine zufällige, rein mechanische Einmischung konnte sie nicht sein, weil, wie oben gesagt, die 0301 alle die vorherigen Jahre von 1899 an niemals ausgesät wurde, sondern die ganze Zeit ungestört in den Sammlungen lag.

Eine Möglichkeit wäre ja, dass die 0301a aus einer natürlichen Kreuzung zwischen Schroterbse und einer anderen Rasse stammen könnte. Und obwohl ich bei allen meinen zahlreichen Kreuzungen sowohl zwischen verschiedenen *arvense*-Rassen (und unter diesen auch der Schroterbse), als zwischen solchen und verschiedenen *sativum*-Rassen, niemals eine Type wie die 0301 erhalten habe, so kann selbstverständlich diese Möglichkeit jedoch nicht ohne weiteres verleugnet werden. Meines Erachtens ist indessen eine solche Erklärung aus dem Grunde ausgeschlossen, weil in der Schroterbse-Elite, wie schon gesagt, keine andere abweichende Type als die 0301 zu entdecken war. Denn, wenn natürliche Kreuzung eingetroffen wäre, hätte wohl ausser der 0301a wenigstens die eingekreuzte Type ausgespaltet werden müssen.

Als TSCHERMAK 1901 Svalöf besuchte, erhielt er von mir teils 10 verschiedene konstante *arvense*-Rassen, teils 9 verschiedene F_1 und unter jenen auch die 0301, die er in seinen Abhandlungen Svalöfer

Sorte VII nennt (1902, 1904, 1912). Bei einer Kreuzung zwischen einer *arvense*-Rasse mit Rosa-Blüten (seine Svalöfer Sorte VI) »mit gleichmässig lichtgelblichgrüner Samenschale mit orangefarbigem Anflug« und weissblühender Victoria mit farbloser Samenschale sagt er sich (1912) zwar »als offenbar mitrezessives Novum braunweisse Samenschale (ohne Punktierung, im Alter braun werdend) wie sie für die Svalöfer-Rassen Rot *arvense* Nr. VII und Rosa *arvense* VIII typisch ist« erhalten zu haben, was indessen nicht richtig sein kann. Denn, wie oben gesagt, die Samenschale der 0301 wird im Alter *nicht* braun sondern bleibt vielmehr unverändert. Das fragliche Novum mit braunweisser Samenschale kann also in Bezug auf die Samenfarbe mit 0301 genotypisch nicht gleich sein, wohl aber mit Svalöfer Rosa *arvense* VIII, deren Samenschale auch im Alter braun wird.

Die einzig übrig bleibende Erklärung des Entstehens der 0301 ist demnach, soviel ich ersehen kann, dass sie eine spontane Bildung ist, und es liegt wohl dabei am nächsten an eine »Verlustmutation« zu denken, wobei einer der beiden Gameten die Faktoren für Samenfarbe und Samenrunzelung »weggefallen« sind. Ein Beweis für die Richtigkeit einer solchen Erklärung wäre es ja gewesen, wenn ich die Heterozygote hätte finden können, oder wenn ich wenigstens eine fort-dauernde Bildung der 0301 hätte konstatieren können. Aber infolge gewisser Ursachen war es mir nicht möglich die Schroterbse-Elite einer hinreichend eingehenden Untersuchung in dieser Hinsicht zu unterwerfen.

Eine ganz zufriedenstellende Deutung der 0301 als eine Verlustmutation bin ich gegenwärtig leider auch nicht im Stande, zu geben. Einige Fakta, die bei einer Erklärung zu berücksichtigen sind, seien jedoch hier angeführt.

In Übereinstimmung mit früheren Kreuzungsdata hat man, wie bekannt, angenommen, dass die gewöhnliche rote Blütenfarbe bei *arvense* von zwei Faktoren bedingt ist, von welchen der eine für sich allein Rosa-Blüten bewirkt, während dagegen der andere, wenn isoliert, wirkungslos ist und also auch mit weissen Blüten verbunden sein kann. TSCHERMAK (1912) und WHITE (1917) nennen die zwei Faktoren A und B, LOCK (1908) C und P, KAJANUS (1919) R und G.

Aus meinen in dieser Zeitschrift (1920) veröffentlichten Untersuchungen geht indessen hervor, dass den *arvense*-Blütenfarben nicht zwei sondern drei verschiedene Faktoren zu Grunde liegen. Der eine, A, bewirkt für sich allein licht purpurrote (loc. cit. »light purple«) Blüten und ist zugleich der Grundfaktor der Blütenfarben bei

arvense, denn, wenn *A* nicht anwesend ist, sind die Blüten ausnahmslos weiss. Der andere Faktor, *B*, bewirkt mit *A* Rosa-Blüten, (meine *AB* also identisch mit dem Faktor *A* bei TSCHERMAK und WHITE), während der dritte Faktor, *C*, mit *A* violette Blüten gibt. Alle drei Faktoren zusammen bewirken die gewöhnliche rote (loc. cit. »purple») *arvense*-Blüte.

Die für rot- und auch für violetblühenden Rassen charakteristische graue-graubraune Farbe der Samenschale ist, nach bisheriger Auffassung, von zwei verschiedenen Faktoren bedingt, die TSCHERMAK (1912) *G* und *J*, WHITE (1917) *G_c* und *J* nennt. Der Erste ist mit dem Blütenfaktor *A* verkoppelt und bewirkt, »als relativ schwacher chromogener Faktor nur leicht bräunliche Samenschale«, während dagegen *J*, für sich allein wirkungslos und auch bei weissblühenden Rassen anwesend, die leicht bräunliche Farbe zu dunkelbraun abändert.

Die von TSCHERMAK gewonnenen Kreuzungsergebnisse erlauben ausserdem, scheint es ihm, den Schluss zu ziehen, »dass in Svalöfer Rasse Rosa *arvense* VI noch ein besonderer relativer Hemmungsfaktor (*H*) die an sich bestehende Veranlagung zur Produktion von weissbrauner Samenschale (*Gi*) auf Lichtgelblichgrün mit Orange-Anflug abschwächen dürfte».

Für die Runzelung der Samen nimmt TSCHERMAK (1912) auch zwei Faktoren, *L₁* und *L₂*, an, von welchen *L₁* gleichwie *G* mit *A* verkoppelt ist. Nach WHITES Auffassung können indessen die bisher vorliegenden Data ebenso leicht durch Annahme nur eines Runzelungsfaktors, dessen Wirkung jedoch auch von *A* bedingt ist, erklärt werden. Weil die Faktoren *A*, *G*, (seine *G_c*) und *L₁* (samt zwei andere, die indessen hier ohne Interesse sind) niemals getrennt auftreten, meint er übrigens, dass man ebenso gern mit nur einem Faktor rechnen könnte.

Im Anschluss an das Nachweisen von drei anstatt nur zwei Blütenfarbfaktoren sind, meines Erachtens, die bezüglich der Samenfarbe bisher vorliegenden Kreuzungsdata nunmehr am einfachsten folgendermassen zu erklären.

Ausser dem Faktor *A*, Grundfaktor der Farbe bei den Blüten wie bei den Samenschalen, ist auch ein anderer Faktor nötig um farbige Samenschalen hervorzurufen. Dieser Faktor, ich nenne ihn *Q*, hat ohne *4* keine sichtbare Wirkung und kann also auch bei weissblühenden Rassen vorkommen, aber wenn er seinerseits nicht vorhanden ist, kommen bei *arvense* nur die obengenannten Farbflecken über der Chalaza und auf den beiden Seiten des Hilums vor. Der Samenfarbfaktor

Gc (TSCHERMAK's G) ist mit A verkoppelt oder, wie WHITE annimmt, wahrscheinlich identisch. Mit Q bewirkt er die lichtgelblichgrüne Farbe mit rötlichem (TSCHERMAK's orangefarbigem) Anflug, die für die licht purpur- und rosablühenden Rassen charakteristisch ist.

Der andere Samenfarbfaktor, J , ist seinerseits ohne Zweifel mit meinem Blütenfarbfaktor C verkoppelt oder wahrscheinlicher identisch. Mit dieser Annahme stimmt erstens das Faktum sehr gut überein dass die erwähnte graue—graubraune Samenfarbe nur bei rot- oder violettblühenden Rassen vorkommt, also bei Rassen mit sowohl A als C , niemals dagegen, wie schon oben angedeutet, bei licht purpur- (Abc -) oder rosablühenden (ABc -) Rassen. Bei Kreuzungen zwischen den beiden letztgenannten und weissblühenden Rassen mit dem C -Faktor habe ich folgemäss ausnahmslos F_1 mit »grauen—braunen« Samen erhalten, während dagegen, wenn der weissblühende Elter den C -Faktor entbehrt, dies niemals eingetroffen ist.

Vielleicht gibt es noch ein dritter mit meinem Blütenfarbfaktor B verkoppelter oder identischer Samenfarbfaktor, obwohl seine Wirkung schwer nachzuweisen ist. Denn ebenso wie einerseits die rot- und violettblühenden und andererseits die licht purpur- und rosablühenden Rassen in Bezug auf die Blütenfarbe einander relativ nahe stehen, so ist dies auch der Fall betreffs der Samenfarbe.

Unmöglich ist es schliesslich nicht, dass es auch andere Faktoren gibt, die direkt oder indirekt auf die Blüten- bzw. Samenfarbe einwirken. Jedenfalls gibt es besonders unter den rotblühenden Rassen, in Bezug sowohl auf die Blüten- als auf die Samenfarbe mehrere verschiedene erbliche Nuancen.

Was zuletzt die Samenrunzelung betrifft, so haben, scheint es mir, die bisher gewonnenen Kreuzungsergebnisse deutlich gezeigt, dass ausser den beiden Faktoren A (TSCHERMAK's L_1 und L_2) auch der oben erwähnte neue Faktor Q für die Ausbildung der Runzelung nötig ist.

Folgende Tatsachen zeigen indessen, dass noch mehrere Faktoren die Runzelung beeinflussen. Nach meiner Erfahrung haben also rosablühende (ABc -) Rassen ausnahmslos nicht gerunzelte sondern glatte Samen. Bei Spaltung in verschiedenen Blütenfarben habe ich demnach regelmässig schon nach der Samenform beurteilen können, ob die Samen überhaupt einer ABc -Rasse angehören können oder nicht. Bei licht purpurblühenden (Abc -) Rassen scheinen auch die Samen, sobald sie einfarbig sind, durchgehend glatt zu sein, während dagegen braunmarmorierte oder braungefleckte Samen bei diesen Rassen auch gerunzelt sein können. Eine Erklärung dieser Verschie-

denheiten kann ich gegenwärtig nicht geben, habe nur meine Erfahrungen diesbezüglich nebenbei mitteilen wollen.

Wenn der Faktor *Q* aus einer oder anderen Ursache wirkungslos wird, der Kürze wegen kann man wegfällt sagen, muss folgegемäss eine mit der 0301 übereinstimmende Type entstehen, und alles deutet ja darauf hin, dass die 0301 auch wirklich so entstanden ist.

KAJANUS berichtet (1919) von einer Erbsenmutation, die sehr wahrscheinlich gewisse Berührungspunkte mit meinem Fall hat. Aus einer Rasse mit blutroten und etwas gerunzelten Samen entstand bei ihm »zweifellos durch einen wirklichen genetisch stabilisierten Mutationsprozess unabhängig von Kreuzungen» eine Type mit hellbraunen glatten Samen. (KAJANUS hat mir gütigst einige Samen derselben zugesandt, aber ich möchte deren Farbe lieber gelbbraun nennen). Als besonders interessant in Bezug auf diese Mutation hebt KAJANUS hervor, »dass ein Merkmal (die blutrote Farbe), das die ausgeprägt rezessive Alternative eines Eigenschaftspaares darstellt und deshalb dem negativen Stadium, dem Fehlen des betreffenden Gens¹ entspricht, verschwunden ist». Betreffs der gleichzeitig entstandenen glatten Form der Samen liegt die Sache anders, »insofern es sich hier um die Veränderung eines dominanten Merkmals in ein gegen dasselbe rezessives handelt». Meinerseits halte ich indessen für wahrscheinlich, dass auch die blutrote Samenfarbe seinerseits gegen die entstandene hellbraune sich dominierend verhält.

Dieses Jahr habe ich die bei KAJANUS entstandene Type mit meiner 0301 gekreuzt, und hoffe übrigens, dass die zur Aufklärung der 0301-Frage gleichzeitig ausgeführten zahlreichen anderen Kreuzungen ein endgültiges Resultat geben werden.

Svalöf, Schwedischer Saatzuchtverein im November 1922.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KAJANUS, B. u. BERG, S. O. 1919. *Pisum*-Kreuzungen. Arkiv för Botanik, Bd. 15. N:o 19. 18 S.
2. LOCK, R. H. 1908. The present state of knowledge of heredity in *Pisum*. Ann. of the Royal Bot. Gard. Paradeniya. v. IV Pt. III, S. 93—111.
3. TEDIN, HANS och WITT, HUGO. 1899. Botanisk-kemisk undersökning af 42 nästan uteslutande nya ärlformer, uppdragna vid Sveriges Utsädesförening på Svalöf. Sveriges Utsädesförs Tidskr. S. 121—169.
4. — 1920. The inheritance of flower colour in *Pisum*. Hereditas, Bd. I, S. 68—97.

¹ Ein Hemmungsfaktor den er *0* nennt.

5. TSCHERMAK, E. v. 1902. Ueber die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge. Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österreich, S. 781—861.
6. — 1904. Weitere Kreuzungsstud. an Erbsen, Levkojen u. Bohnen. Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österreich, S. 533—638.
7. — 1912. Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen u. Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 7, S. 81—234.
8. WHITE, O. 1917 a. Inheritance studies in *Pisum* IV. Interrelation of the genetic factors in *Pisum*. Journal of agricultural research, v. XI, S. 167—190.
9. — 1917 b. Studies of inheritance in *Pisum* II. The present state of knowledge of heredity and variation in Peas. Proc. Amer. philos. soc. v. LVI, S. 487—588.

MONOHYBRID SEGREGATION IN MALVA SPECIES

BY KARL B. KRISTOFFERSON
INSTITUTE OF GENETICS, ÅKARP, SWEDEN

THE old opinion that species hybrids breed true to type is now abandoned. On the contrary, most species hybrids have been found to show a very complicated segregation in F_2 — I do not consider here the cases, where the constancy may be due to complications in the reduction division in F_1 (FEDERLEY 1913). The DE VRIESIAN idea of the existence of special species characters, which would be constant in the F_2 -generations of species hybrids, whereas the varietal characters would segregate, has also proved incorrect. Most crosses between different varieties of a species show a rather simple segregation in F_2 . However, the different behaviour of the F_2 -generations does not give any clue as to the nature of the hybrid, whether it is a cross between different species or between varieties of one and the same species. On the contrary, very complicated segregations have been found to result when different varieties have been crossed. Some species hybrids, on the other hand, show a rather uncomplicated F_2 -segregation. The hybrid *Pisum arvense* \times *sativum* may be mentioned as an example. The same has been found to be the case with the hybrid here recorded, viz. *Malva oxyloba*, Boiss. \times *parviflora*, L.

Both these species resemble each other much. According to BOISSIER (1867) *Flora Orientalis* the differences lie mainly in the different development of the lobes of the leaves and the sepals. The leaves of *M. parviflora* (fig. 1:2) are circular-cordate with 5—7 rather small lobes; the leaf-margin is serrulated. The lobes of the sepals (fig. 1:1) are rounded and pointed. At the ripening of the fruits the sepals increase considerably in size. *M. oxyloba* has about the same leaf shape but the lobes of the leaves are divided into lanceolate lobules with serrated margin (fig. 1:1). The lobes of the sepals (fig. 1:1) are ovate triangular. The size of the sepals do not increase in such a high degree when the fruits are ripening as is the case with *M. parviflora*. In examining my material I have not been able to find any additional differences between these species.

The F_1 -generations were uniform and the reciprocal crosses resembled each other perfectly. The characters of *M. oxyloba* (fig. 1: 3, 4) showed dominance in a rather high degree but, by no

TABLE 1. The segregation in F_2 of the cross *M. oxyloba* \times *parviflora*.

Raised	Field number	Crosses	<i>Oxyloba</i> -type	<i>Parviflora</i> -type	Obs. pro 4	Theoret.	Deviation (D)	D. Mk
1921	3	<i>M. oxyloba</i> \times <i>parv.</i>	15	9	2,94 : 1,06	3 : 1 \pm 0,297	0,06	0,20
»	9	»	10	10	2,00 : 2,00	3 : 1 \pm 0,387	1,00	2,58
»	10	»	62	13	3,31 : 0,69	3 : 1 \pm 0,200	0,31	1,55
»	13	»	70	22	3,04 : 0,96	3 : 1 \pm 0,180	0,04	0,22
		Total	157	54	2,98 : 1,02	3 : 1 \pm 0,121	0,02	0,17
1921	8	<i>M. parviflora</i> \times <i>oxyloba</i>	23	8	2,97 : 1,03	3 : 1 \pm 0,311	0,03	0,10
»	11	»	26	9	2,97 : 1,03	3 : 1 \pm 0,293	0,03	0,10
»	12	»	38	10	3,17 : 0,83	3 : 1 \pm 0,250	0,17	0,68
		Total	87	27	3,05 : 0,95	3 : 1 \pm 0,162	0,05	0,03
		Total in 1921	244	81	3,00 : 1,00	3 : 1 \pm 0,096	0,00	0,00
1922	25	<i>M. parviflora</i> \times <i>oxyloba</i>	70	28	2,86 : 1,14	3 : 1 \pm 0,175	0,14	0,80
»	26	»	69	20	3,10 : 0,90	3 : 1 \pm 0,184	0,10	0,54
»	27	»	73	19	3,17 : 0,83	3 : 1 \pm 0,180	0,17	0,94
»	29	»	36	7	3,35 : 0,65	3 : 1 \pm 0,264	0,35	1,53
»	30	»	33	13	2,87 : 1,13	3 : 1 \pm 0,255	0,13	0,51
»	31	»	77	27	2,96 : 1,04	3 : 1 \pm 0,170	0,04	0,24
»	33	»	71	29	2,84 : 1,16	3 : 1 \pm 0,173	0,16	0,92
»	34	»	78	23	3,07 : 0,93	3 : 1 \pm 0,172	0,07	0,41
»	35	»	49	21	2,80 : 1,20	3 : 1 \pm 0,207	0,20	0,97
		Total	556	187	2,99 : 1,01	3 : 1 \pm 0,064	0,01	0,17
1922	36	<i>M. oxyloba</i> \times <i>parv.</i>	66	17	3,18 : 0,82	3 : 1 \pm 0,190	0,18	0,95
»	37	»	28	8	3,11 : 0,89	3 : 1 \pm 0,289	0,11	0,3
		Total	94	25	3,16 : 0,84	3 : 1 \pm 0,159	0,16	1,01
		Total in 1922	650	212	3,04 : 0,96	3 : 1 \pm 0,059	0,04	0,68
Total in 1921 and 1922			894	293	3,01 : 0,99	3 : 1 \pm 0,050	0,01	0,20

means, a complete one. The lobules of the leaves were not so sharp pointed as in *M. oxyloba*, and the lobes of the sepals were more obtuse. When growing side by side in parcels the hybrid and the *oxyloba*-parent were rather easily distinguished from one another.

F_2 showed a discontinuous variation as to the leaf shape and the sepals, and these characters showed absolute correlation (fig. 2 and 3).

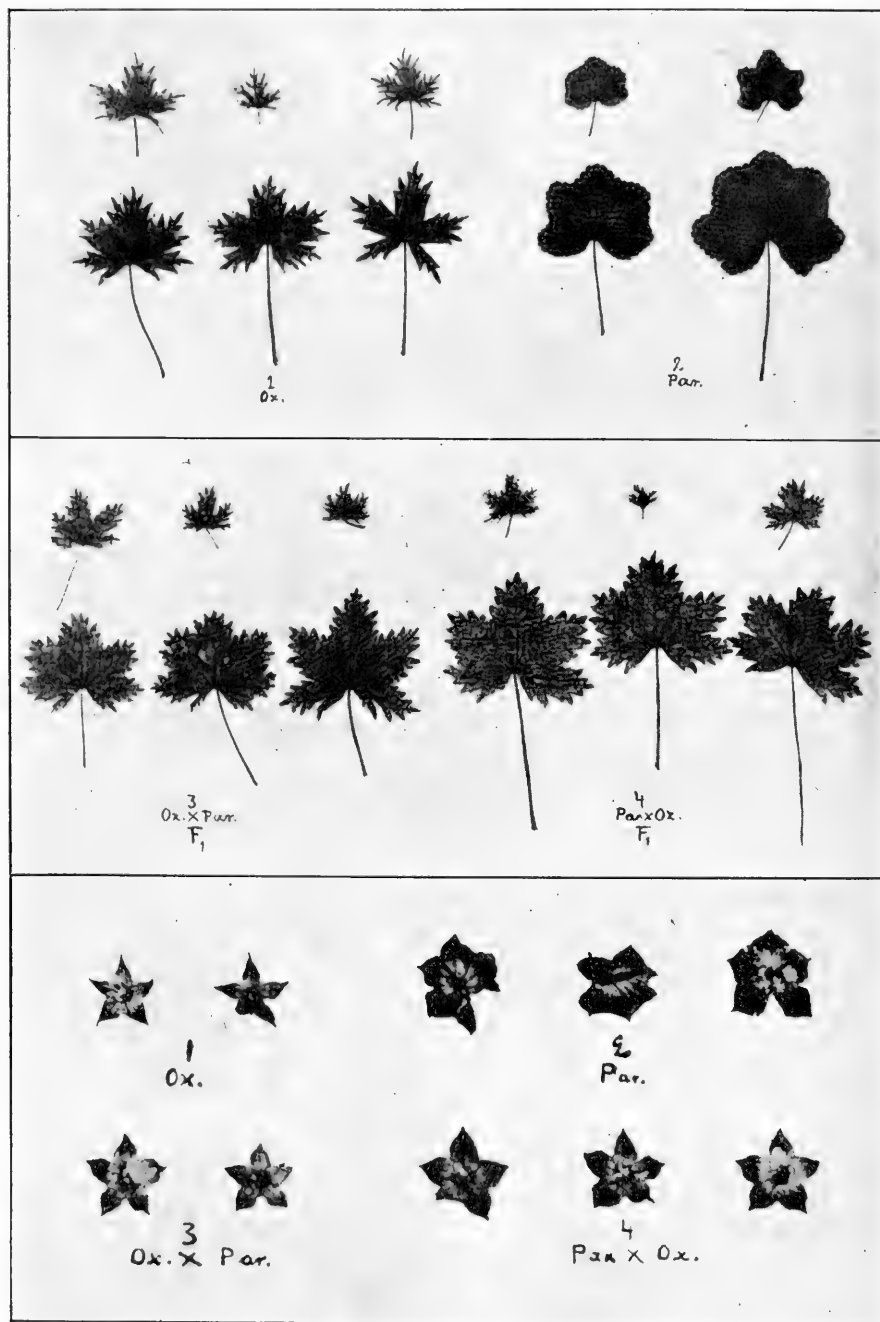


Fig. 1. Leaves and sepals of parent-lines and F_1 . 1. *M. oxyloba*. 2. *M. parviflora*. 3. *M. oxyloba* \times *parviflora*. 4. *M. parviflora* \times *oxyloba*.

All plants with leaves of *oxyloba*- (and F_1 -) type had also sepals of the same type, and all plants of *parviflora*-type had sepals of this type. The difference was so great that there was no difficulty at all to decide to which of these types a plant belonged. The distinguishing of the *oxyloba*-homozygotes, on the contrary, could not be made with certainty. The variation in F_2 as regards the *oxyloba*-characters

TABLE 2. The F_3 -generation of the cross *M. oxyloba* \times *parviflora*.

Field number	F_2		F_3		Field number	F_2		F_3		Field number	F_2		F_3	
	Parent type	<i>Oxyl.</i> type	<i>Parv.</i> type			Parent type	<i>Oxyl.</i> type	<i>Parv.</i> type			Parent type	<i>Oxyl.</i> type	<i>Parv.</i> type	
38	<i>Oxyloba</i>	67	—		60	<i>Oxyloba</i>	69	—		82	<i>Oxyloba</i>	63	—	
39	»	73	—		61	»	63	—		83	»	21	9	
40	»	7	3		62	»	74	—		84	<i>Parviflora</i>	—	66	
41	»	10	3		63	»	46	14		85	»	—	78	
43	»	27	8		64	»	39	16		86	»	—	58	
44	»	57	11		65	»	49	—		87	»	—	39	
45	»	65	—		66	»	67	12		88	»	—	71	
46	»	28	13		67	»	35	13		89	»	—	62	
47	»	63	—		68	»	22	7		90	»	—	55	
48	»	45	9		69	»	39	16		91	»	—	96	
49	»	45	16		70	»	54	16		92	»	—	86	
50	»	56	—		71	»	37	16		93	»	—	108	
51	»	59	20		72	»	65	—		95	»	—	62	
52	»	65	—		73	»	60	—		96	»	—	60	
53	»	21	7		75	»	46	—		97	»	—	53	
54	»	53	8		76	»	69	—		98	»	—	62	
55	»	50	15		77	»	52	14		99	»	—	63	
56	»	53	17		78	»	41	18		100	»	—	62	
57	»	74	—		79	»	62	—		101	»	—	74	
58	»	52	11		80	»	36	17		102	»	—	44	
59	»	54	13		81	»	47	18		103	»	—	69	

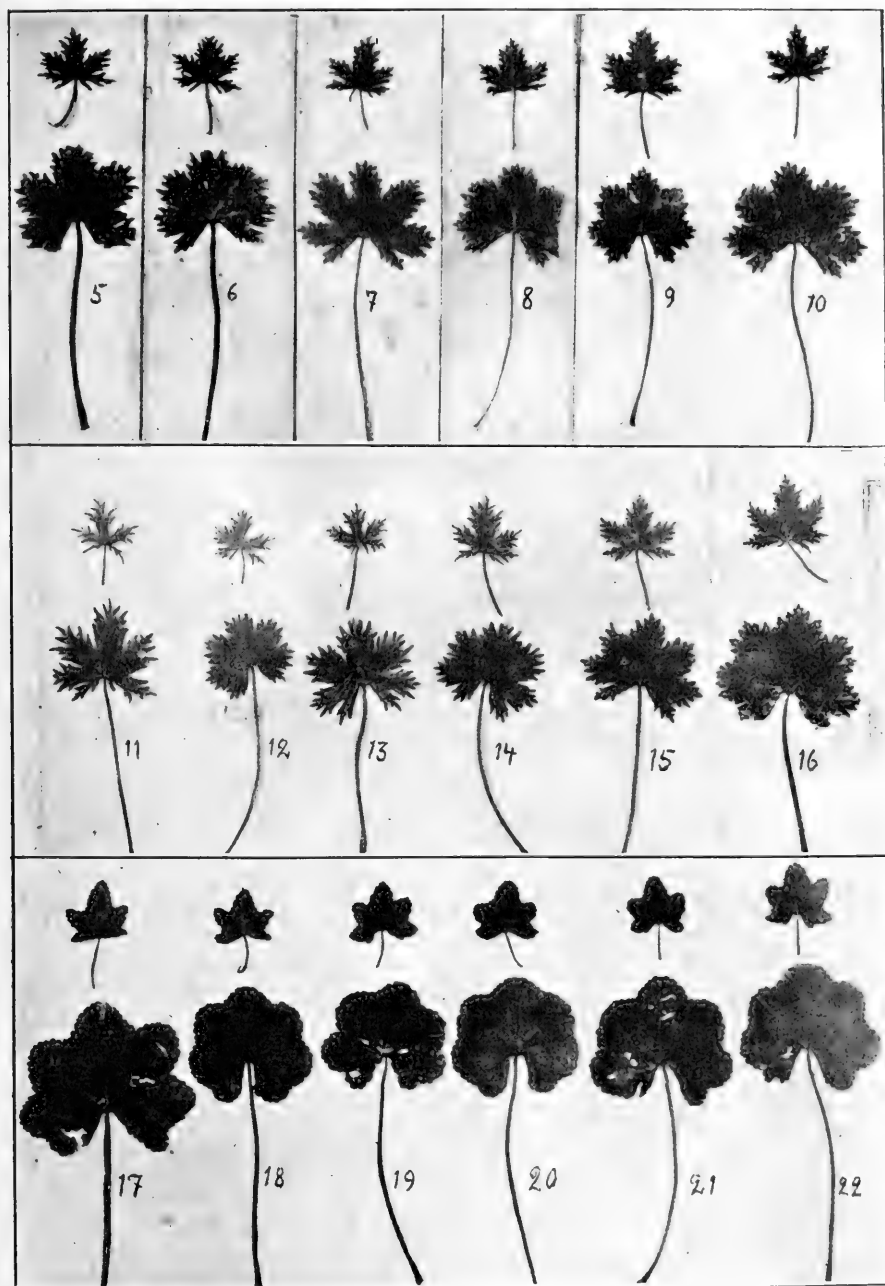
formed a continuous series of transitions between the extremes. The main cause may be that the modification of the *oxyloba*-characters is relatively large compared with the *parviflora*-characters. Neither the extreme plants of the pure line of *M. oxyloba* could with certainty be distinguished from the hybrid.

Table 1 shows the variation in F_2 . The segregation is a typical monohybrid one. The theoretical and the observed values agree very well, and the result of the reciprocal crosses is the same. Thus,

the serration of the leaves and the pointed sepals (the *oxyloba*-characters) are due to one single Mendelian factor *O* with a pleiotropic effect in leaves and sepals. Its absence results in serrulated leaves and rounded sepals of the *parviflora*-type.

Although already the F_2 -generation shows that a monohybrid segregation took place I thought it advisable to verify this assumption by raising the F_3 -generation. The result is seen in table 2. All descendants of F_2 -plants of *parviflora*-type — totalling 19 lines with 1268 plants — bred true in F_3 . 44 lines, descendants from F_2 -plants of *oxyloba*-type, were obtained. 17 lines, with 1083 plants in all, bred true, and 27 lines showed segregation in *oxyloba*- and *parviflora*-types. The ratio of constant and segregating lines pro 3 is 1,159 : 1,841. The theoretical ratio is $1 : 2 \pm 0,2132$. The deviation (*D*) is 0,159 and $D/m_k = 0,75$. Thus, the agreement is good. The ratio in the segregating F_3 -lines is 1097 plants of the *oxyloba*-type and 340 of the *parviflora*-type. The observed ratio pro 4 is 3,054 : 0,946. The theoretical ratio is $3 : 1 \pm 0,0466$. The deviation (*D*) is 0,054 and $D/m_k = 1,16$. The deviation is thus a little greater than allowed and, consequently, the agreement between the observed and the theoretical values is not quite satisfying. The cause of the deficient number of the *parviflora*-types probably depends on the greater vitality of this type, curiously enough, as will be shown in the following.

Both species show an excellent vitality. *M. parviflora* seems, however, to be a little more vigorously developed in the vegetative parts; the main-axis, in particular, seems to be somewhat higher and thicker. The weight of the fruits of the former is also greater; it amounts to 4,70 gr. in *M. parviflora* and 3,95 in *M. oxyloba* pro 100 fruits. I have further the impression that the seeds of *M. parviflora* germinated somewhat more rapidly. The above mentioned differences seem to be applicable both to the pure lines and to the *oxyloba*- and the *parviflora*-types obtained in F_2 . It may be the more rapid germination of the *parviflora*-type that has caused the deficit of this type. When sown in pots most seeds remain without germinating for at least a month, and then they grow up very irregularly. In order to accelerate the germination the seeds of some lines (F_2) were scratched with sand-paper and then brought to germinate in filter paper. These seeds germinated very well. The seeds of the F_3 -generations were put in the paper without being scratched. As only a few seeds germinated a cut with a knife was made in the seed coat of the remaining seeds; they germinated then within 8—10 hours. The seedlings of the seeds already

Fig. 2. Leaves of F_2 -plants.

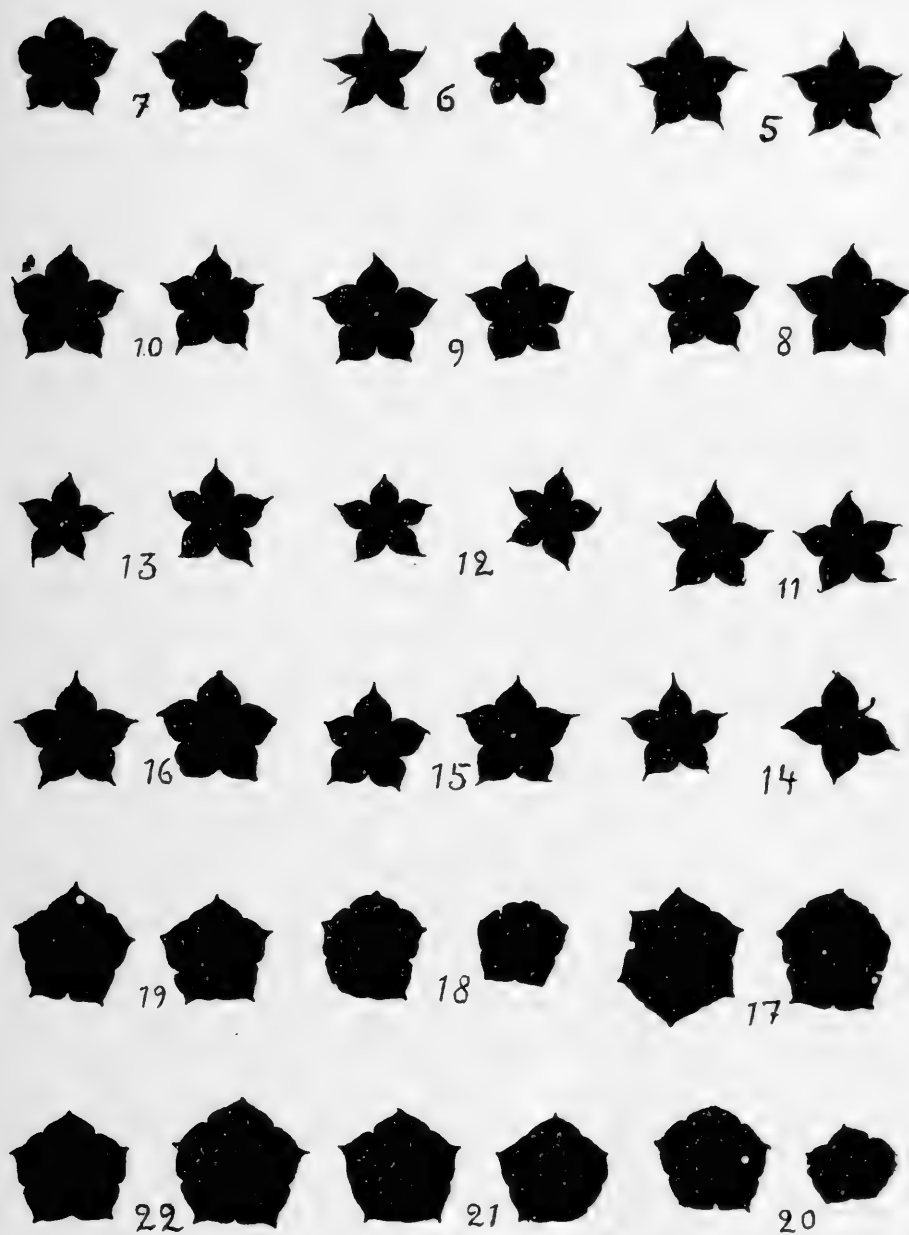
germinated had meanwhile become too etiolated to be planted; most of these plants might have been of the *parviflora*-type.

Although the segregation here recorded is a typical monohybrid transgressions have been found as regards the serration of the leaves. They could not be shown with certainty in the *oxyloba*-type as the modification is too great in this type. In some constant F_3 -lines of the *parviflora*-type, on the other hand, they were very distinct. Some F_3 -lines had a much sharper serrulation of the leaves than the *parviflora*-parent. When the serrulation was at its extreme it was very easy to distinguish from the serration of the *oxyloba*-type, and even from the heterozygotes. Such a transgression in a monohybrid segregation has already been recorded by NILSSON-EHLE (1909) as to the black colour of the glumes in oats. These transgressions depend on the presence of modifying factors in either of the parents.

HEDLUND (1907) has also published a paper, which partly deals with crosses between these species. He records here a genetical behaviour of the hybrids quite different to that detailed above. According to a short note in »Meddelanden om Alnarps institut och egendom 1920» (Reports of the Institution and Estate of Alnarp) he seems to have changed his opinion. There he says that these species »by crossings form a monohybrid and therefore the origin of new types by means of re-combination is out of question». I therefore think it quite superfluous to discuss his former interpretation.

A rather interesting case of bud-sports was found in my cultures. One plant in my pure line of *M. oxyloba* (fig. 4) had developed a branch near the ground with leaves of the same type as the heterozygote. Other branches had typical *oxyloba*-leaves. The leaves of a branch a little higher up on the main-axis were of *parviflora*-type. The largest part of the main-axis was unfortunately destroyed by rabbits. Whether this bud-sport was due to mutation or to vegetative segregation will probably be established by future work. The main interest at present lies in the fact that the data obtained with regard to the bud-sport, as well as the dominant character of the *oxyloba*-characteristics indicate that these latter characteristics are due to the presence of a single Mendelian factor, and not to its absence. The fact that the recessive (*M. parviflora*) has a more extended geographical distribution than the dominant (*M. oxyloba*) points to the necessity of ascertaining the type in possession of the dominant factor *O*.

M. parviflora was described as a species already by LINNÆUS, *M. oxyloba* much later, viz. 1849, which may depend on its limited distri-

Fig. 3. Sepals of the F_2 -plants in fig. 2.

bution. The question is, however, if it is correct to refer these forms to different species or if it would not be more correct to unite them into one species.

The difference between them lies mainly in the different development of the leaf-lobes and the sepals; that is, in only two morphological characters, which are both due to only one Mendelian factor with pleiotropic effect. The hybrid, further, has quite as good fertility as the parents. On account of these facts I think it most correct to put both forms in one species. The question is then how this species should be denominated, and which of these forms should be regarded the main type and which the variety.

From a genetical point of view it should perhaps be most correct to describe *M. oxyloba* as the species and *M. parviflora* as the variety.



Fig. 4. Bud-sport in *M. oxyloba*, *a* branch of *oxyloba*-type, *b* heterozygote-type, *c* *parviflora*-type.

The former has a factor with an important morphological effect, which is absent in the latter. Further, the origin of *M. parviflora* from an individual of *M. oxyloba* has been observed, as is mentioned above. It is of course possible that *M. oxyloba* primarily has originated from *M. parviflora*, for example by means of a positive mutation.

The systematist would perhaps prefer to consider *M. parviflora* as the species and *M. oxyloba* as the variety on account of the geographical distribution of the two types. Both species may be endemic to the Mediterranean countries. *M. oxyloba* is said to be confined to Cyprus and Palestine. *M. parviflora* is now distributed in all countries round the Mediterranean. It is probably to be found in most, perhaps in all European countries; in Sweden it has been found occasionally. It has

also been found in extra-European countries, for example in South-America. This species may therefore be considered cosmopolitan at present. The name *M. parviflora* has, further, the priority.

The differences as to the geographical distribution of these species may be due to the better vitality of the recessive, viz. *M. parviflora*. Although the differences as to stature and germination-power are rather insignificant under cultural conditions it seems very probable that these characteristics govern the geographical distribution of the two types.

M. parviflora, as a denomination of a species including both these forms, should probably also be accepted by the ecologist, although from an ecological point of view either of these names may be used as a species-denomination. A species growing under rather different ecological conditions will be differentiated in types of different appearance and, as a rule, in different genotypes. The sum of these different genotypes developed through the play of ecological factors, or the sum of the ecotypes to follow the appropriate terminology of TURESSON(1922), is the species in nature (the ecospecies of TURESSON). If the ecotypes have once been denominated the name to be applied as species name is immaterial, as all of them might be considered equivalent. On the present stage of the experiments I have, however, no reason for my part to take up a position as to the denomination of these species.

I have also made crossings between several other species of *Malva*, and I have this year grown the F_1 -generations of some. The hybrid *M. neglecta*, WALLR. \times *pusilla*, WITH. corresponds fairly well with the description in the flora of NEUMAN-AHLFVENGREN (1901). It seems, however, to be quite fertile. *M. pusilla* \times *parviflora* resembled most the latter species. The F_1 -generation of *M. neglecta* \times *oxyloba* showed dominance as to the larger flowers of the former species and the serration of the leaves of the latter. It resembled the hybrid *M. oxyloba* \times *parviflora* with regard to this character. *M. oxyloba* was very damaged by frost in the beginning of November: *M. neglecta*, on the contrary, was quite undamaged. F_1 resembled mostly *M. neglecta* as to this character. The good resistance is consequently a dominant character, though not a complete one. These hybrids were all quite fertile. F_1 of the cross *M. neglecta* \times *crispa*, L. had the crisp leaves of *M. crispa* and the characters of this species in the vegetative parts (incl. the sepals) on the whole. The petals were of about the same size as those of *M. neglecta*; *M. crispa* has rather small flowers of about the same size

as in *M. oxyloba* and *M. pusilla*. This hybrid is sterile to a very high degree. I have only obtained a few seeds, which seemed to be very poorly developed, and which probably do not germinate.

As is seen from the above the relatively large flowers of *M. neglecta* are dominant to the smaller of *M. pusilla*, *M. oxyloba* and *M. crispa*. Furthermore, the crisp leaves of *M. crispa* and the sharp serration of *M. oxyloba* are dominant characters.

LITERATURE CITED.

1. BOISSIER, E. 1867. Flora Orientalis I. Genève.
 2. FEDERLEY, H. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anacoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. ind. Abst.
 3. HEDLUND, T. 1907. Om artbildning ur bastarder. Bot. Notiser.
 4. NEUMAN, L. M. och AHLFVENGREN, FR. 1901. Sveriges flora. Lund.
 5. NILSSON-EHLE, H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Universitets Årsskrift.
 6. TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas III.
-

A PROBABLE CASE OF "ROGUE" IN RED CLOVER

BY HERNFRID WITTE
JÖNKÖPING, SWEDEN

AS is well known, red clover (*Trifolium pratense* L.) is a typical self-sterile plant, though of course, it is possible that in very rare cases types may be found which show tendency towards selffertility. In the summer 1913, while visiting the plant breeding station in Petrowskoje-Rasumowskoje at Moskou, Russia, Professor Dr L. RUDSINSKY, director of that station, presented me a sample of seed of a clover type, which should be selffertile to a small extent. In the spring 1914 these seeds were sown at Svalöf, and later in the summer 20 individuals were planted 50 cm apart. All the plants were of the ordinary early (2 cuts) clover type, with leaves of ordinary size. In the summer 1915 different individuals were isolated and artificially selffertilized, but only one of these trials succeeded, and 2 single seeds were obtained. As no further investigations were made and as the development of these 2 seeds may depend on insufficient accuracy in the experiment, it is impossible to ascertain whether or not this clover type has a tendency towards selffertility.

The experiments, however, led to a discovery of great interest. By crossfertilizing 2 individuals of the above mentioned type I obtained some seeds which upon sowing gave rise to 3 individuals, one of which had a very peculiar appearance and differed very much from the ordinary broad-leaved type. As shown in the figures 1 and 2, this plant distinguishes itself especially through its narrow leaflets, the average width amounting to only $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$ of the width of the ordinary type. The relation between width and length is in the ordinary type 1 : 1 to 1 : 3, but by this crossing 1 : 7.6 or 1 : 8. The margin of the leaflets are more pronounced dentated and the stipules are more narrow than in the ordinary type. The flowers are light rose-coloured, with a long narrow standard, narrow wings and a more open keel than in the common type.

I perceived the great interest of a closer study of the genetics of

Fig. 1. Leaves of *Trifolium pratense*; 1 of the »rogue type», 2 and 3 of the ordinary type (nat. size).

From the collections of the Suedl. Seed. Ass., Scdlöf.



this peculiar type. It has not been possible so far, however, as the plant seems to be perfectly sterile. I have crossed this plant with individuals of the ordinary type two different years but I have not obtained any seeds neither when used as mother nor as father, and



From the collections of the Swed. Seed. Ass., Scatöl.

Fig. 2. Flowering shoot of the »rogue type» (photo. of a coloured painting, made by Mrs. MARGARETA SYLVÉN; about $\frac{1}{2}$ nat. size).

the plant gave no seeds when it was allowed to flower open. It is possible that insects could not pollinate the flowers because of the

aberrant construction of the latter. It is impossible to state the exact reason for this failure, but the fact remains that no seeds could be obtained, although at least the pollen seems to develop normally.

While thus it has been impossible to investigate the progeny of this type, I have thought it well to publish the facts at hand. Our type represents most probable a »rogue» in the sense of BATESON and PELLEW. It should be said that I never before has observed a type similar to this, although the examined material of red clover has been very extensive. RUDSINSKY, however, seems to have observed the same.

LITERATURE CITED.

1. BATESON, W. and PELLEW, CAROLINE. 1915. On the Genetics of »Rogues» among Culinary Peas (*Pisum sativum*). Journal of Genetics. Vol. V, p. 13—36.
 2. RUDSINSKY, D. L. 1914. Züchtungsversuche mit Rotklee. Moscou, (in Russian).
-

THE INHERITANCE OF PINNATIFID LEAVES IN CAMELINA

BY OLOF TEDIN

SVALÖF, SWEDEN

IN 1917 two forms of the genus *Camelina*, differing from each other in almost every important character, were found growing in the flax-cultures at Svalöf. Seed was collected from some plants of each form and sown separately in 1918. The differences were then found to be quite constant. In 1919 crosses were made between the two original forms, as well as between each of these and a third form obtained from the »Hortus Bergianus», Stockholm. These crosses have now been followed to F_3 . The data presented below refer to an analysis of the factors determining the difference between pinnatifid and entire leaves.

One of the two original forms had pinnatifid leaves with a rather narrow and short terminal lobe, few and long lateral loblets (fig. 1 a). (When the results of some recently made crosses between other forms of *Camelina* are at hand the systematics and nomenclature of this genus will be dealt with. Therefore I do not here consider the species to which the forms, used for crossing, belong). The other two forms had both entire leaves scantily denticulated (fig. 1 b). There are minute differences in the leaves of these two forms, which will be investigated later on. As to the factors determining the pinnatifid leaf shape I have not been able to find any difference between them.

The leaf shape in F_1 of the crosses between the pinnatifid and the entire forms (fig. 1 c) may be shortly characterized as intermediate with prevalence for the pinnatifid form. In F_2 segregation occurred as expected, but it proved almost impossible to classify the F_2 -plants. Even the percentage of the entire F_2 -plants could not be determined with certainty; several plants were found with the marginal dentation a little more marked than that of the entire parent. Several of the F_2 -plants classified as entire have proved to be heterozygotes. If the plants stand very close together the leaves become narrow and the loblets and the dentation almost imperceptible. Thus a thick sowing greatly increases the difficulties caused by the modificability

of the heterozygotes. A few hundred F_2 -plants were classified, and the numbers obtained made it likely, that two factors determined the difference between the pinnatifid and the entire leaves. The numbers being uncertain, however, it became necessary to consider the progeny of every F_2 -plant in order to gain certainty as to its constitution.

Thus seed was sown from 606 F_2 -plants of the cross between the pinnatifid form and the entire form from Svalöf (cross I), and from 306 F_2 -plants of the cross between the pinnatifid form and the entire form from Hort. Berg. (cross II). Being obliged to leave my cultures already on the 14th of June I could not work out a full analysis of the

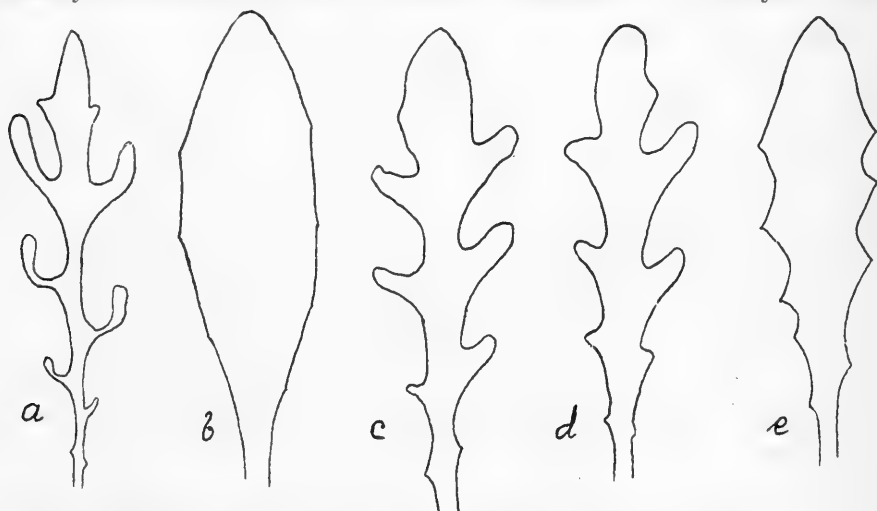


Fig. 1. Different leaf shape in *Camelina*. a, pinnatifid; b, entire (parents); c, F_1 ; d, $AAbb$; e, $aaBB$; (new forms in F_2).

912 F_3 -families. The numbers obtained, however, fully proved that 2 factors, viz. A and B, determine the difference in the leaf shape.

Four types of constant F_3 -families were found, the two parental forms, viz. the pinnatifid, $AABB$, and entire, $aabb$, and two new forms. One of these, $AAbb$, (fig. 1 d) is very like the F_1 -plants, being pinnatifid with shorter and broader lobes than the pinnatifid parent. I have received a constant form with leaves of this shape from Dr. SYLVÉN, Svalöf, and crosses are now being made in order to ascertain whether this one has the same constitution as the F_3 -form. The other new form, $aaBB$ (fig. 1 e) has deeply dentated leaves.

It is easily distinguished from $AAbb$; thus the two factors have not at all the same phenotypical effect. The numbers of constant F_3 -families of different constitution in cross I are given in table 1, the

TABLE 1. Number of F_3 -families of different constitution in cross I.

Field number in 1921	Number of F_3 families of different constitution														
	$AABB$					$AaBB$					$aabb$				
	found	expected	diff.	m \pm	d/m	found	expected	diff.	m \pm	d/m	found	expected	diff.	m \pm	Segregating Total
11	4	3,13	0,87	1,71	0,51	3	3,13	0,13	1,71	0,08	2	3,13	1,13	1,71	38
13	0	1,56	1,56	1,21	1,29	3	1,56	1,56	1,21	1,29	0	1,56	1,56	1,21	22
14	2	2,13	0,13	1,41	0,09	2	2,13	0,13	1,41	0,09	5	2,13	1,87	1,41	21
15	4	2,50	1,50	1,53	0,98	2	2,50	0,50	1,53	0,98	3	2,50	0,50	1,53	30
17	1	2,38	1,38	1,49	0,92	2	2,38	0,38	1,49	0,25	3	2,38	2,38	1,49	32
18	2	1,19	0,81	1,06	0,77	3	1,19	1,81	1,06	1,71	0	1,19	1,19	1,06	14
19	1	2,56	1,56	1,55	1,00	2	2,56	0,56	1,55	0,36	6	2,56	3,44	1,55	30
20	7	2,69	4,31	1,59	2,71	4	2,69	1,31	1,59	0,83	2	2,69	1,69	1,59	29
21	4	4,25	0,25	2,00	0,13	3	4,05	1,25	2,00	0,63	3	4,25	5,75	2,00	48
24	2	2,81	0,81	1,62	0,50	3	2,81	0,19	1,62	0,12	4	2,81	1,19	1,62	35
30	0	1,88	1,88	1,33	1,12	2	1,88	0,12	1,33	0,09	1	1,88	1,12	1,33	25
35	1	0,88	0,12	0,91	0,13	0	0,88	0,88	0,91	0,97	3	0,88	0,88	0,91	10
43	2	2,13	0,13	1,41	0,09	1	2,13	1,13	1,41	0,80	2	2,13	0,13	1,41	27
44	1	0,81	0,19	0,87	0,22	1	0,81	0,19	0,87	0,22	2	0,81	0,19	0,87	8
45	1	3,14	2,14	1,80	1,36	3	3,44	0,44	1,80	0,31	6	3,44	2,56	1,80	41
46	4	3,56	0,44	1,83	0,24	4	3,56	0,44	1,83	0,24	4	3,56	0,44	1,83	44
Total	36	37,88	1,88	5,96	0,32	38	37,88	0,12	5,96	0,02	46	37,88	8,12	5,96	451

TABLE 2. *Number of constant F_3 -families of different constitution in cross II.*

constitution	found	expected	diff.	m ±	d/m
<i>AABB</i>	14	19,13	5,13	4,23	1,21
<i>AAbb</i>	23	19,13	3,87	4,23	0,91
<i>aaBB</i>	20	19,13	0,87	4,23	0,21
<i>aabb</i>	17	19,13	2,13	4,23	0,50
Segregating	232	229,48	2,52	7,57	0,33
Total	306	306	—	—	—

TABLES 3—6. *Segregation in F_3 -progenies of monohybrid F_2 -individuals of different constitution.*TABLE 3. $F_2: AaBB$.

Field number in 1922	Number of F_3 -plants							
	<i>AABB</i> + <i>AaBB</i>		<i>aaBB</i>		total	diff.	m ±	d/m
	found	expected	found	expected				
431	122	125,25	45	41,75	167	3,25	5,60	0,58
483	94	90,75	27	30,25	121	3,25	4,76	0,68
Total	216	216	72	72	288	0	7,35	0

TABLE 4. $F_2: Aabb$.

Field number in 1922	Number of F_3 -plants							
	<i>Aabb</i> + <i>Aabb</i>		<i>aabb</i>		total	diff.	m ±	d/m
	found	expected	found	expected				
442	147	159,00	65	53,00	212	12,00	6,30	1,90
958	71	71,25	24	23,75	95	0,25	4,22	0,06
Total	218	230,25	89	76,75	307	12,25	7,59	1,61

corresponding numbers from cross II in table 2. In cross I there are too few *aaBB* and too many *aabb*, but as the quotient d/m is less than 2 there is probably no real disturbance with regard to the segregation of *B*. As a further control the plants in some of the F_3 -families, which showed segregation in one factor only, were classified, and the num-

bers obtained are given in tables 3—6. When the families were *AABb* the homozygote most easily recognized was *AABB*, whereas when they were *aaBb* the homozygote *aabb* was most easily recognized from the other individuals. Thus the classification in respect to *B* is not the same in tables 5 and 6. As seen the numbers obtained agree well with those expected. It thus appears probable that the segregation both with regard to the factor *A* and the factor *B* is quite normal and undisturbed.

TABLE 5. F_2 : *AABb*.

Field number in 1922	Number of F_3 -plants							
	<i>AABB</i>		<i>AABb</i> + <i>Aabb</i>		total	diff.	m \pm	d/m
	found	expected	found	expected				
433	25	29,75	94	89,25	119	4,75	4,72	1,01
468	30	26,75	77	80,25	107	3,25	4,48	0,73
Total	55	56,50	171	169,50	226	1,50	6,51	0,23

TABLE 6. F_2 : *aaBb*.

Field number in 1922	Number of F_3 -plants							
	<i>aaBB</i> + <i>aaBb</i>		<i>aabb</i>		total	diff.	m \pm	d/m
	found	expected	found	expected				
572	95	90	25	30	120	5	4,74	1,05
742	78	80,25	29	26,75	107	2,25	4,48	0,50
Total	173	170,25	54	56,75	227	2,75	6,53	0,42

It may be of some interest to mention that there is a marked correlation between the shape of the leaves and the length of the plant. At the thrashing every unbroken F_2 -plant in cross I was measured. It was then found that the *aabb*-plants were the highest, and the *AABB*-plants the shortest. I have not worked out the coefficient of correlation, but only determined the middle length of the plants of the different homozygous constitutions. The data upon this fact are given in table 7, and in table 8 the differences and their standard errors are listed. The numbers are small but the differences seem none the less to be sufficiently marked to allow us to draw the conclusion that the »shortening effect» of *A* is quite certain, the difference between

TABLE 7. *Middle length of F_2 -plants of different homozygous constitution.*

constitution	number of plants measured	middle length	standard deviation ±	standard error ±
<i>aabb</i>	45	70,82	6,57	0,979
<i>aaBB</i>	31	67,55	7,56	1,358
<i>AAbb</i>	36	63,22	5,43	0,905
<i>AABB</i>	35	60,49	4,51	0,763

TABLE 8. *Differences between the middle lengths of F_2 -plants of different homozygous constitution.*

difference between	difference d.	standard error of the difference $m_d \pm$	d/m_d
<i>aabb</i> and <i>aaBB</i>	3,27	1,68	1,95
<i>AAbb</i> » <i>AABB</i>	2,73	1,18	2,31
<i>aabb</i> » <i>AAbb</i>	7,60	1,33	5,70
<i>aaBB</i> » <i>AABB</i>	7,06	1,56	4,53
<i>aaBB</i> » <i>AAbb</i>	4,33	1,63	2,65
<i>aabb</i> » <i>AABB</i>	10,33	1,24	8,33

AA and *aa* being about 5 times its standard error. The effect of *B* is more uncertain, the difference *BB—bb* being only about twice its standard error.

As to the nature of this correlation — whether it is a case of pleiotropy or of coupling — nothing can be said with certainty until further analyses have been made. Perhaps a determination of the middle plant-length of the F_3 -families will help to give the solution of the problem.

VERERBUNG "WEISSER ABZEICHEN" BEI RINDERN

VON H. FUNKQUIST UND NILS BOMAN

ÅKARP

ERICSBURG

JEDE Rinderrasse besitzt gewisse Merkmale, die sich durch einen verhältnismässig hohen Grad von Beständigkeit auszeichnen. Zu diesen gehören die Haut- und Haarfarbe (ZORN 1919). Zwischen Nutzbarkeit und Körperfarbe der Tiere bestehen nur geringe Beziehungen. Die Farbe der Haut wird durch die Ablagerung von Farbstoff (Pigment) in den Schleimschichtzellen der Oberhaut bedingt, während die Farbigkeit des Haares durch eine Pigmentablagerung in der Rindenschicht desselben hervorgerufen wird. Blassrötliche Haut sowie weisse Haare sind pigmentlos. Tiere mit blassrötlicher oder bei dem Vorhandensein von Talgdrüsen gelblicher Haut haben in der Regel weisses Haar. Einer farbigen Haut entspricht jedoch auch gewöhnlich ein farbiges Haar.

Je nach dem Ton und der Dichtigkeit der Farbstoffablagerung ist das Haar weiss, heller oder dunkler. Ausser tiefschwarz findet man die mannigfaltigsten Schattierungen von braun, rot, gelb und grau. Hierbei ist hervorzuheben, dass der Wildzustand durch dunkle, der Domestikationszustand jedoch durch helle Töne charakterisiert wird. ADAMETZ erklärt das Auftreten heller Farben mit Hemmungerscheinungen bzw. mit dem fehlenden Vermögen der Farbstoffbildung. Tiere mit gleichfarbigen, wenn auch verschieden abgetönten Haaren, bezeichnet man als einfarbig. Je nach der Farbe spricht man von schwarzen, kastanienbraunen, hellroten, erbsengelben u. s. w. Rindern. Im Gegensatz hierzu werden Tiere, bei denen gleichzeitig weisse und gefärbte Haare auf dem ganzen Körper auftreten, wie bei den Schimmeln und Schecken, als gemischtfarbig bezeichnet. Finden sich dagegen nur an gewissen Teilen des Körpers grössere oder kleinere Haarstellen, zum Beispiel an Kopf, Beinen, Schwanzquaste u. s. w., so spricht man von *Abzeichen*.

Im folgenden wollen wir uns in der Hauptsache mit diesen Abzeichen am Kopfe beschäftigen. Je nach Form und Grösse werden diese Abzeichen verschieden benannt (PUSCH 1910).

1. *Flöckchen*, Flocke oder Blümchen, ein kleiner weisser Fleck auf der Stirn (Fig. 1).

2. *Stern* (Fig. 2), ein grösserer weisser Fleck auf der Stirn. Je nach der Form bezeichnet man den Stern als rund, viereckig, keilförmig, regelmässig oder unregelmässig. Schliesst die Zeichnung nach unten zu spitz, so spricht man von Schussstern, ist die ganze Stirn einschliesslich der Stirnbeinkante weiss, von weiss gestirnt. Wird der Stern von sowohl weissen als auch dunklen Haaren gebildet, so wird er als schattiert bezeichnet.

3. *Blässe* (Fig. 3) nennt man einen weissen Streifen, der über Stirn und Nase läuft. Je nach seiner Grösse und Form wird er als breit oder schmal, als durchgehend oder unterbrochen (Fig. 4) bezeichnet. Sind auch Backen und Kinn weiss gefärbt, so nennt man die Tiere Weissköpfe (Fig. 5).

4. *Schnippe*, eine pigmentfreie Stelle zwischen den Nasenlöchern. Schnippe findet sich immer mit Stern vereinigt (Fig. 6). Reicht der Stern weit herab und die Schnippe hoch hinauf, so bilden beide zusammen eine unterbrochene Blässe (Fig. 4).

HAECKER (1918) bespricht eingehend Scheckung und Abzeichen. Danach versteht man unter partiellem Albinismus, Scheckung, Weissbuntheit oder Mosaikzeichnung eine Form der Farbenverteilung, bei welcher das Haarkleid nebeneinander pigmentierte und pigmentlose Bezirke verschiedener Grösse und unregelmässigen Umrisses zeigt. Im Gegensatz zum Albinismus sind Haut und Augen fast immer pigmentiert. Eine Ausnahme bilden gescheckte Pferde, bei denen die Haut teilweise oder ganz unpigmentiert ist.

Lange Zeit war man der Ansicht, dass die Scheckung gewöhnlich eine ganz unregelmässige und launische Farbenverteilung sei. Wirkliche Unregelmässigkeit scheint jedoch nur in sehr seltenen Fällen zu bestehen. Wenn bei der Scheckung die Farbflecke auch in Grösse und Unregelmässigkeit der Umrisse variieren, so sind ihre allgemeinen Anordnungsverhältnisse doch sehr oft bestimmten Regeln unterworfen.

Die dunklen Flecke zeigen in einer Reihe von Fällen das Bestreben, an ganz bestimmten, paarweise und symmetrisch angeordneten Stellen des Körpers aufzutreten. Bei näherer Betrachtung findet man paarweise angeordnete Zentren, um welche herum das Pigment am längsten erhalten bleibt, wenn an den übrigen Stellen des Körpers die Pigmentlosigkeit zunimmt. Die Verteilung dieser Rückzugszentren des Pigments erinnert an die metamere Gliederung. Da jedoch andererseits eine feste Beziehung dieser Zentren zu bestimmten Körpersegmenten nicht hat konstatiert werden können, so ist es am zweckmässigsten, die Bezeichnung metameroide Scheck- oder Mosaikzeichnung zu verwenden.



Fig. 1. Flöckchen.



Fig. 2. Stern.



Fig. 3. Blässe.



Fig. 4. Blässe, unterbrochen.



Fig. 5. Weisskopf.



Fig. 6. Stern und Schnippe.

Die einzelnen Tiere weisen in diesen Fällen natürlich individuelle Verschiedenheiten auf. Solche ergeben sich durch verschiedene Grösse der den einzelnen Zentren entsprechenden Flecke, ferner durch Zusammenschmelzen derselben, teils mit auf der Gegenseite gelegenen symmetrischen, teils mit auf der gleichen Seite gelegenen Nachbarflecken. Des weiteren können solche Verschiedenheiten durch ein- oder beiderseitiges Verschwinden einzelner Flecke zustande kommen.

Mitunter trifft man bei Tieren mit anderen Zeichnungstypen von teilweise bestimmteren Charakter die metameroiden Scheckung durch Übergänge verbunden. Akroleuzismus (HAECKER, 1915) einerseits und Leuzismus andererseits können als die Extreme der metameroiden Scheckung bezeichnet werden. Bei ersterem sind die peripher gelegenen Teile oder »Spitzen« des Körpers (Stirn, Nase, Ohrensippen, Enden der Extremitäten, Schwanzspitze) entpigmentiert, wo wir dann weisse Stellen in Form der bekannten Abzeichen (Stern, Blässe, weisse Fesseln u. s. w.) antreffen. Bei letzterem reicht die Entpigmentierung über das ganze Haarkleid, ist aber nicht auf die Augen ausgebreitet. Bei Schafen, Schweinen, Kaninchen und Mäusen begegnet man deutlichen Übergängen zum Akroleuzismus. Übergänge zum Leuzismus findet man bei Meerschweinchen und Mäusen.

Im allgemeinen folgt die Vererbung der metameroiden Scheckzeichnung den Mendelschen Regeln. Bei einer grossen Anzahl von Kreuzungsversuchen sind jedoch Erscheinungen zu Tage getreten, die sich nur mit Hilfsannahmen erklären lassen.

Die Dominanzverhältnisse betreffend sei erwähnt, dass sich die Scheckung bei Mäusen der Einfarbigkeit gegenüber als rezessiv erwiesen hat.

Die Plattenscheckung der Pferde ist über die Nichtscheckung ausgesprochen dominant.

Kreuzt man gescheckte und einfarbige Rassen, so erhält man in einer Anzahl von Fällen intermediäre F_1 -Tiere, deren Zeichnung entgegen der Uniformitätsregel in hohem Grade variieren kann. Als Beispiel hierzu sei die Kreuzung von einfarbigen mit Holländerkaninchen angeführt. Bei der Kreuzung des dreiteilig gescheckten württembergischen Fleckviehes mit dem einfarbig-gelben bis braunroten Limburger Vieh wird dessen charakteristische Scheckung auf Abzeichen verschiedenen Umfanges reduziert.

Bei der Vererbung der weissen Abzeichen stossen wir auf noch grössere Unregelmässigkeiten, als bei der metameroiden Scheckung und den ihr nahestehenden Zeichnungstypen. Weisse Abzeichen treten im

Gegensatz zur eigentlichen Scheckung sehr häufig bei der Kreuzung zweier nichtgezeichneter Rassen auf.

Auch peripheres Weiss erscheint bei der Kreuzung einfarbiger Formen des Rindes, so bei der Kombination Angus-Bison (ADAMETZ). Ebenfalls bei Pferden konnte bislang noch keine Regelmässigkeit betreffs der Vererbung der Abzeichen festgestellt werden. Sicher ist jedenfalls, dass zwei Eltern mit weissen Abzeichen Fohlen ohne solche, und dass umgekehrt ungezeichnete Eltern gezeichnete Fohlen erzeugen können (WALTHER 1913).

Eine einfache Mendelsche Deutung der Erbliehkeitsverhältnisse, betreffend die Variabilität der Scheckung in F_1 und F_2 , sowie der Unregelmässigkeit im Auftreten der Abzeichen, ist kaum möglich. Das gleiche gilt für jene Fälle, in denen Selektionswirkungen nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht werden konnten. Ein solcher Fall ist die Ausbreitung des peripheren Weiss des Rindes, welches nach Ansicht der Züchter im Laufe der Geschlechter in Scheckung und Leuzismus übergeht (WERNER 1912). Hierbei wird allerdings nicht erwähnt, ob dies durch bewusste Zuchtwahl oder spontan geschieht. Auf alle Fälle geht in der Schweiz die allgemeine Auffassung dahin, dass man durch konsequente Züchtung beim Simmentaler Rotfleck- und beim Greyerzer Schwarzfleckvieh »nahezu einfarbige« Tiere erzielen kann.

Gegenwärtig verfügt man noch über keine gute, resp. sichere Erklärung für die grosse Variabilität in F_1 und F_2 und die Selektionswirkungen. Nach einer jetzt sehr in Gunst stehenden Auffassung wären als keimplasmatische Unterlage der Scheckzeichnung mehrere gleichsinnig wirksame, polymere Scheckfaktoren anzunehmen. Die Selektion würde daher keine kontinuierliche Überführung der Scheckung einerseits in gleichförmige Pigmentierung, anderseits in reines Weiss bewirken, sondern nur die einzelnen reinen Linien isolieren, speziell auch jenen Biotypen, der hinsichtlich aller Scheckfaktoren, und jenen, der hinsichtlich des mindest wirksamen Scheckfaktors homozygot ist.

Gegenwärtig lässt sich die Polymeriehypothese weder streng beweisen, noch endgültig widerlegen.

Es ist natürlich auch möglich, dass die Variabilität auf Modifikationen beruht, welche durch Einwirkung nicht im Keimplasma gelegener Faktoren, wie Ernährungszustand u. s. w. während der Ontogenese des Tieres zustandekommen.

Die Daten, auf welche diese Abhandlung basiert, wurden von Professor HERMAN FUNKQUIST, Agronom HENNING NILSSON und Stallvormann ALFRED SVENSSON an schwarz-scheckigem schwedischem Nie-

derungsvieh vom Bestande der Ackerbauschule in Alnarp, sowie von Verwalter NILS BOMAN an rotscheckigen schwedischen Rindern des Herrngutes Ericsberg eingesammelt.

Der Stoff für die Untersuchung ist nicht nur vom Standpunkte der Erbllichkeit aus besonders interessant, sondern auch deshalb, weil die Vererbung der »weissen Abzeichen« praktische Bedeutung bekommen hat. Seit der Gründung mehrerer Züchtervereinigungen in Schweden, hat man damit begonnen, diesen Abzeichen grössere Aufmerksamkeit zu widmen. Man will bestimmte Kennzeichen an gewissen Körperteilen bei den zur Zucht auserwählten Tiere festhalten. Zu den kenn-

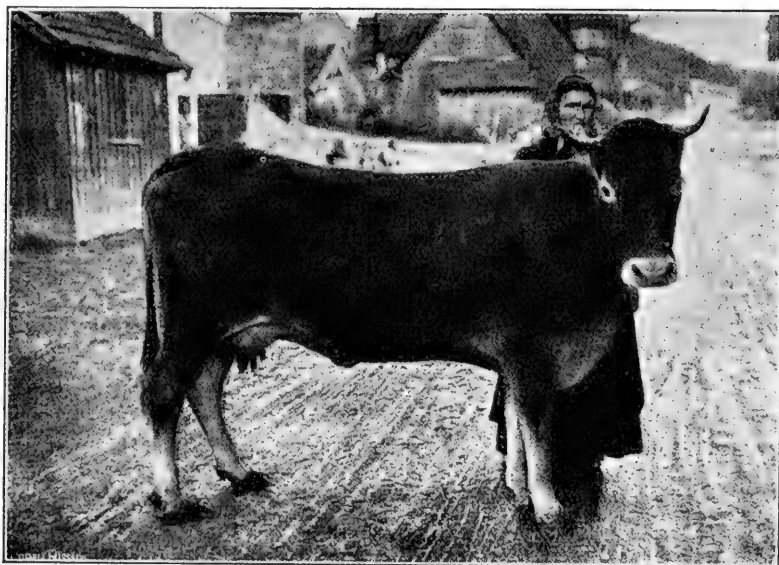


Fig. 7. Kuh der Limburgerrasse. (Nach KIESEL, 1913).

zeichnenden Merkmalen von Rassen und Schlägen gehören die Körperfarbe und Abzeichen. Über die Vererbung der Farbe bei Rindern wurden bisher nur ganz wenige Untersuchungen ausgeführt, und bezüglich der Vererbung der Abzeichen konnten nach HAECKER (1918) bisher keine Regelmässigkeiten konstatiert werden.

In der grossen Arbeit von ARNOLD LANG »Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900« werden bezüglich der Vererbung der Farbe und Zeichnung beim Hausrind Untersuchungen von RAYMOND PEARL, SPILLMAN, MISS A. BARRINGTON und KARL PEARSON, JAMES WILSON, LAUGHLIN und KIESEL erwähnt. Für diese Abhandlung kommen nur die Arbeiten von PEARL, SPILLMAN und KIESEL in Betracht. PEARL

(1907 und 1912) verwendete zu seinen Kreuzungsversuchen einen Hereford-Bulle mit dem weissen Gesicht und dem fast einfarbigen Körper dieser Rasse. Nach PEARL dominiert das weisse Herefordgesicht über das farbige. Dies ist von FRANCES PITT (1920) bestätigt worden. Nach SPILLMAN (1907) erhält man bei der Kreuzung des schwarzen Aberdeen-Angus-Rindes mit der rot-weissen Herefordrasse schwarze F_1 -Heterozygoten. Rückkreuzung dieser letzteren mit dem Herefordrinde ergab schwarze und rote Tiere in ungefähr gleicher Anzahl. Die Einfarbigkeit soll also über die Scheckung, nach JAMES WILSON jedoch nicht über den weissen Kopf dominieren. KIESEL (1913) hat eine hübsche

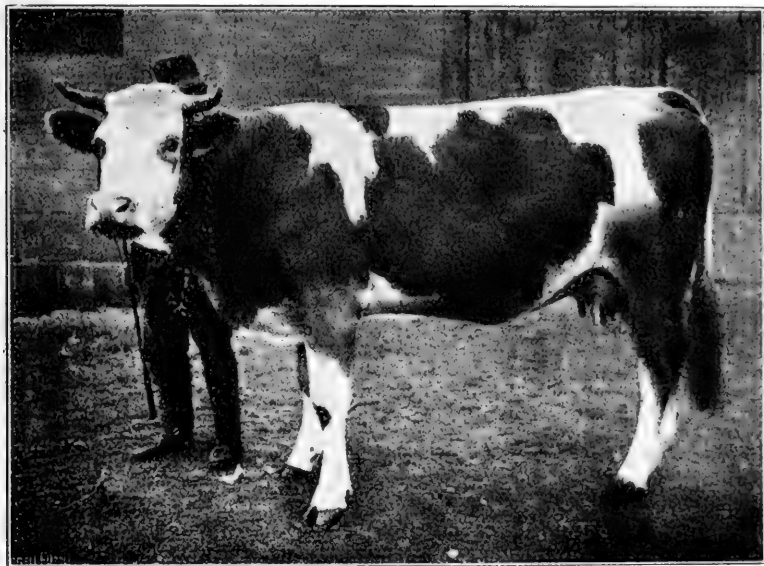


Fig. 8. Kuh der Fleckviehrasse. (Nach KIESEL, 1913.)

experimentelle Arbeit über die Vererbung der Merkmale Scheckzeichnung und Einfarbigkeit veröffentlicht. Zwei stark von einander verschiedene Rinderrassen dienten zur Untersuchung, die Limburger- und die Fleckviehrasse (Fig. 7 und 8). Während erstere ein ausnahmslos einfarbiges gelbes bis braunrotes Haarkleid besitzt, ist letztere stets gescheckt. Nach KIESEL vererben sich die Farbkennzeichen innerhalb der reinen Rasse immer rein. Wurden Tiere dieser beiden Rassen zur Kreuzung gebracht, so resultierten »durchwegs« gescheckte Bastarde (Fig. 9). Die Scheckzeichnung derselben weicht jedoch von einen der Eltern darin ab, dass sie sich nicht über den ganzen Körper erstreckt. Die Dominanz ist also unvollständig. Durch Rückkreuzung mit dem

Limburger Vater erhielt der Verfasser 51 P_1-F_1 -Tiere, von denen 22 einfarbig und 29 gescheckt waren. Hingegen wurden bei einer Rückkreuzung mit dem Fleckviehvater unter 90 Nachkommen 84 gescheckte erhalten. Theoretisch sind nur Schecke zu erwarten. Das Nichtübereinstimmen mit der Theorie versucht man durch unvermeidbare Fehlerquellen zu erklären. 36 der Schecke waren rein (zeigten also Homozygoten, die Scheckung der Fleckviehrasse), 34 unrein (weisen also Heterozygoten, die unvollkommene Scheckung Fig. 9). Theoretisch sind gleich viel reine und unreine Schecke zu erwarten. KIESEL klassifiziert aber nur 70 ($36 + 34$), anstatt 84 der vorhandenen Schecke.



Fig. 9. Bastard zwischen Limburger und Fleckvieh. (Nach KIESEL, 1913.)

Warum, wird nicht erwähnt. Unserer Ansicht nach hat KIESEL das Experiment nicht richtig gedeutet. SPILLMAN hat ja gezeigt, dass bei der Kreuzung von Aberdeen-Angus mit Hereford Einfarbigkeit über Scheckung dominiert und FUNKQUIST (1913) hat beobachtet, dass man durch Kreuzung des schwarz-weißen Jütischen mit dem roten dänischen Rind Abkommen erhält, die ganz schwarz und mit Abzeichen versehen sind, mit anderen Worten, dass Einfarbigkeit über Scheckung, Abzeichen über »keine Abzeichen« und schwarz über rot dominiert. Bei KIESELS Experiment hat sicherlich Einfarbigkeit über Scheckung und Abzeichen über »keine Abzeichen« dominiert, was auch aus Fig. 9 ersichtlich ist. Die durch Rückkreuzung mit dem Limburger Vater er-

haltenen Abkommen waren zur Hälfte rein einfarbig, zur Hälfte einfarbig mit weissem Kopf oder mit weissem Stirnabzeichen und weissen Abzeichen an den Beinen, an dem unteren Schwanzteile, weissen Brust- und Bauchflecken. Durch Rückkreuzung mit dem Fleckviehvater sollen gleichviel scheckige Tiere mit weissen Abzeichen, wie einfarbige Tiere mit weissen Abzeichen erhalten werden. Dies traf auch zu. Hinsichtlich der Vererbung verhalten sich Scheckung und Abzeichen verschieden. Die Scheckung ist rezessiv, die Abzeichen sind dominierend.

Auch bei der Kreuzung mit anderen, als den oben erwähnten Rassen hat man gefunden, dass die Abzeichen dominierend sind. Das Westerwälder Rind weist eine eigenartige Zeichnung auf. Es charakterisiert sich nach HANSEN (1921) durch vorherrschende braunrote oder rotbraune Farbe, weissen Kopf mit braunumrandeten Augen, ferner durch weisse Brust- und Bauchflecken, die hier und da miteinander verschmelzen, einen weissen Euter und eine weisse Schwanzquaste. Sehr häufig beobachtet man auch weisse Kronenflecke. Wird diese Rasse mit einer einfarbigen zur Kreuzung gebracht, so dominieren diese Abzeichen, welche die Westerwälder Rasse wahrscheinlich von der Bernern (= Fleckviehrasse) ererbt hat.



Fig. 10. Schwarzkopf.

Das Groninger Rind ist schwarz mit weissen Flecken am Kopf, Unterbrust, Bauch und Unterbeinen. Diese Abzeichen dominieren bei der Kreuzung mit einfarbigen Tieren.

In Schweden erscheinen sowohl innerhalb des schwarz-scheckigen schwedischen Niederungsviehes, sowie der rotscheckigen schwedischen Rinder hin und wieder weissköpfige Tiere, jedoch vererbt sich die Zeichnung hier nicht so konstant, wie innerhalb der Groningerrasse. Dies beruht darauf, dass ganz weisser Kopf eine in Schweden recht unbeliebte Zeichnung ist, die man deshalb durch Kreuzung zu eliminieren versucht.

In Alnarp befindet sich gegenwärtig eine weissköpfige Kuh, 312 Pyrola 42 genannt. Ihr Vater, Hertig Leopold, hatte »Stern«, aber die Mutter, 603 Pyrola 26, war weissköpfig. Zu den Ahnen der Familie Pyrola gehört der vielfach erwähnte weissköpfige Stier Potter, welcher vom Gute Dybeck in Schonen im Jahre 1863 aus Groningen importiert wurde. Auf genanntem Gute hat man seit 1824 Stiere der Groninger Rasse gehalten. Von Dybeck wurden weissköpfige Färsenkälber für Alnarp eingekauft und eines dieser ward die Stammutter zu 603

Pyrola 26. Diese bekam einen weissen Kopf, trotz dass sowohl ihre Mutter, Grossmutter und Urgrossmutter, welche sich alle in Alnarp befunden haben, mit ausschliesslich schwarzköpfigen Stieren, mit oder ohne Stern, gepaart wurden. Am 7. November 1922 warf jedoch 312 Pyrola 42, welche mit Briz Goltz, mit Stern, gepaart wurde, ein Färsenkalb mit einem schönen Stern.

Eigentümlicherweise können auch die Abkommen von Eltern mit ganz schwarzen Köpfen (Fig. 10) ohne dem geringsten weissen Abzeichen, einen korrekten Stern ererben. Weiters hat man gefunden, dass Eltern mit Stern teils Abkommen mit, und teils ohne Abzeichen erhalten haben, sowie dass Eltern mit Blässe, Kälber mit weissem Kopf, Stern und Schnippe oder Stern u. s. w. bekommen haben. Um dies zu erklären habe ich die Hypothese aufgestellt, dass die Vererbung von Abzeichen am Kopf an drei homomere Faktoren gebunden ist. Man kann diese mit den Buchstaben *A*, *B* und *C* bezeichnen. In folgender Aufstellung sind die Genotypen zusammengestellt, welcher nach meiner Hypothese den verschiedenen Abzeichen am Kopfe entsprechen.

<i>Phenotypen</i>	<i>Genotypen</i>
1. Weisser Kopf, homozygotisch	<i>AA BB CC</i>
2. Weisser Kopf, heterozygotisch oder homozygotische Blässe	<i>Aa BB CC</i>
	<i>AA Bb CC</i>
	<i>AA BB Cc</i>
3. Heterozygotische Blässe oder »Stern und Schnippe«	<i>Aa Bb CC</i>
	<i>AA Bb Cc</i>
	<i>Aa BB Cc</i>
	<i>Aa Bb Cc</i>
	<i>aa BB CC</i>
	<i>AA bb CC</i>
	<i>AA BB cc</i>
	<i>aa BB Cc</i>
	<i>aa Bb CC</i>
	<i>AA Bb cc</i>
	<i>AA bb Cc</i>
	<i>Aa BB cc</i>
4. Stern, homo- oder heterozygotisch, gross oder klein	<i>aa Bb Cc</i>
	<i>Aa bb Cc</i>
	<i>Aa Bb cc</i>
	<i>aa bb CC</i>
	<i>AA bb cc</i>
	<i>aa BB cc</i>

Phenotypen
Genotypen

- | | | |
|---|---|--|
| 5. Einige weisse Haare oder »kein Stern«, heterozygotisch | { | $aa \ bb \ Cc$
$Aa \ bb \ cc$
$aa \ Bb \ cc$ |
| 6. Ganz farbiger Kopf, homozygotisch | { | $aa \ bb \ cc$ |

Leider kann man Homo- und Heterozygoten durch das Aussehen nicht voneinander unterscheiden.

Das Merkmal »kein Stern« kann also sowohl im homo-, wie im heterozygotischen Zustand vorkommen. Sind die Eltern hinsichtlich der Eigenschaft »kein Stern« homozygot, so werden alle Abkommen sternlos, sind die Eltern in Bezug auf genannte Eigenschaft jedoch heterozygot, so erhält ein Viertel der Abkommen Stern. Ist der eine der Eltern homozygot und der andere heterozygot, so verbleiben die Abkommen ohne Stern. Am Herrengut Ericsberg wurden zwei Stiere ohne Stern mit sternlosen Kühen gepaart und hierbei 30 Kälber erhalten. Von diesen hatten 10 Stern, während die anderen sternlos waren. Die Stiere waren heterozygot und wahrscheinlich auch alle Kühe, da ihre Väter Stern besaßen. Unter der Voraussetzung, dass beide Eltern heterozygot gewesen sind, sollte sich ein Verhältnis von 25 % : 75 % ergeben haben. In Wirklichkeit war es $33,33 \pm 8,61$ % : $66,67 \pm 8,61$ %, was nicht gegen die Regel verstösst. Auch wenn einige Kühe homozygot gewesen sind, kann meine Hypothese richtig sein.

In Ericsberg wurden weiters durch Paarung von Tieren mit und ohne Stern 103 Kälber erhalten, von denen 53 mit und 50 ohne Stern waren. Die Eltern ohne Stern besaßen wahrscheinlich einen der Genotypen $Aa \ bb \ cc$, $aa \ Bb \ cc$ oder $aa \ bb \ Cc$ und die Eltern mit Stern einen der Genotypen $Aa \ Bb \ cc$, $Aa \ bb \ Cc$ oder $aa \ Bb \ Cc$. In diesem Falle sollte das Zahlenverhältnis 50 % : 50 % erhalten werden. Tatsächlich bekam man $51,46 \pm 4,92$: $48,47 \pm 4,92$. Es können sich auch andere Genotypen vorgefunden haben, ohne dass die Hypothese zu fallen braucht. Dass oben genannte Genotypen für Stern vorherrschend gewesen sind, ergibt sich aus dem Kreuzungsergebnis von Tieren mit Stern in Ericsberg. Hierbei wurden mit drei Stieren 55 Kälber erzielt, wovon 41 mit und 14 ohne Stern waren. Dies ergibt ein Zahlenverhältnis von $74,55 \pm 5,94$: $25,45 \pm 5,94$ anstatt des zu erwartenden von 75 % : 25 %.

Die in Alnarp ausgeführten Untersuchungen lieferten dasselbe Resultat wie die in Ericsberg. Leider sind in Alnarp während der Versuchszeit keine Stiere ohne Stern zur Verfügung gestanden. Einer der Stiere, Kung Lucifer genannt, hatte Stern und kleine Schnippe. Die übrigen, neun an der Zahl, hatten Stern. Der Genotyp scheint bei acht

dieser Stiere $Aa Bb cc$, $Aa bb Cc$ oder $aa Bb Cc$ gewesen zu sein. Beim neunten, Ivan Peter genannt, hatte der Stern den Genotyp $Aa Bb Cc$, da bei der Paarung mit einer sternlosen Kuh ($Aa bb cc$) ein Kalb mit Stern und Schnippe erhalten wurde ($AA Bb Cc$).

Drei Kühe ohne Stern ($aa bb Cc$) mit drei Stieren mit Stern ($Aa Bb cc$) gepaart, warfen vier Kälber, 2 mit und 2 ohne Stern. Hier wurde also das gewünschte Verhältnis 50 % : 50 % erhalten.

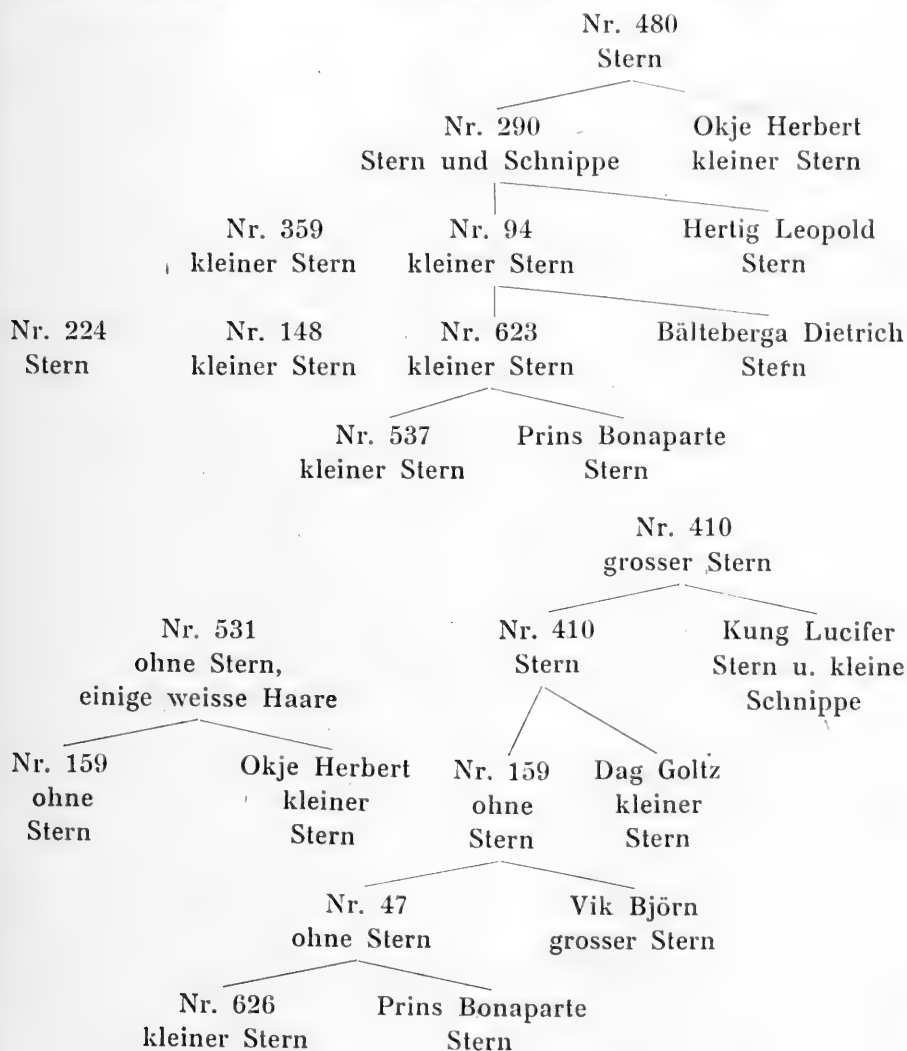
Besonders interessant war das Kreuzungsergebnis zwischen Tieren mit Stern ($Aa Bb cc$) und Tieren mit Stern und Schnippe ($Aa BB Cc$). Zu dieser Untersuchung wurden alle Stiere mit Ausnahme von Ivan Peter verwendet. Es wurden 91 Kälber erhalten, von denen 2 Blässe, 21 Stern und Schnippe, 64 Stern und 4 keinen Stern aufwiesen. Die Zahlenverhältnisse waren also $2,20 \pm 1,54$ % : $23,07 \pm 4,42$ % : $70,33 \pm 4,79$ % : $4,10 \pm 2,15$ %. Sie sollten 6,25 % : 18,75 % : 68,75 % : 6,25 % gewesen sein, also eine gute Übereinstimmung.

Durch Paarung, wo beide Eltern Stern besaßen, wurden 162 Kälber erhalten, von denen 24 durch Stern und Schnippe, 125 durch Stern und 13 durch »keinen Stern« oder einigen weißen Haaren auf der Stirn ausgezeichnet waren. Zu dieser Untersuchung wurden neun Stiere, das will sagen, alle mit Ausnahme von Kung Lucifer verwendet. Von diesen neun besaß, wie schon erwähnt, Ivan Peter den Genotyp $Aa Bb Cc$ und die übrigen einen der Genotypen $Aa Bb cc$, $Aa bb Cc$ oder $aa Bb Cc$. Die Genotypen der Kühe konnten nicht festgestellt werden, doch ist es wahrscheinlich, dass 88 Kälber von Müttern mit einem der Genotypen $AA bb CC$, $AA BB cc$, $aa BB CC$ oder $Aa Bb Cc$, 32 Kälber von Müttern mit einem der Genotypen $aa Bb CC$, $AA BB cc$, $aa BB Cc$, $AA bb Cc$ oder $Aa BB cc$, 16 von solchen mit den Genotypen $AA bb cc$, $aa bb CC$ oder $aa BB cc$, sowie 26 Kälber von Kühen mit einem der Genotypen $Aa Bb cc$, $Aa bb Cc$ oder $aa Bb Cc$ geworfen wurden. Auf alle Fälle haben die Paarungen zwischen Tieren mit Stern kein Resultat ergeben, welches gegen die aufgestellte Hypothese verstößt.

Ein mit Stern und Schnippe ausgezeichneter Stier ergab bei der Paarung mit Kühen mit Blässe 2 Kälber, von denen das eine Stern und Schnippe, das andere Stern besaß. Blässen haben nach Paarung mit Stieren mit Stern 3 Kälber u. zw. 2 mit Stern und Schnippe und eines mit Stern geworfen.

Diese Untersuchungen sollen fortgesetzt und kontrolliert werden. Jedoch schon jetzt dürfte man feststellen können, dass sich »Abzeichen am Kopf« nach den Regeln der modernen Erblchkeitslehre vererben und durch polymere Faktoren bedingt sind (FUNKQUIST 1920).

Diese Untersuchungen haben auch vom praktischen Standpunkte aus Interesse bekommen (FUNKQUIST 1922). In Schweden hat man seit langem auf die Farbenzeichnung der Rinder viel zu viel Gewicht gelegt. Man war der Ansicht, dass man durch Auswahl, innerhalb angemessener Zeit, eine konstante Farbe der Tiere erreichen werde können. Deshalb hat man zur Zucht stets Tiere, die nicht nur selbst die richtige Farbenzeichnung besaßen, sondern auch von solchen Vorfahren herstammten, ausgewählt. Dass uns die Ahnentafel auch nicht irgendwelche Garantien für eine konstante Farbenzeichnung der Abkommen gibt, geht deutlich aus unten angeführtem Beispiel hervor.

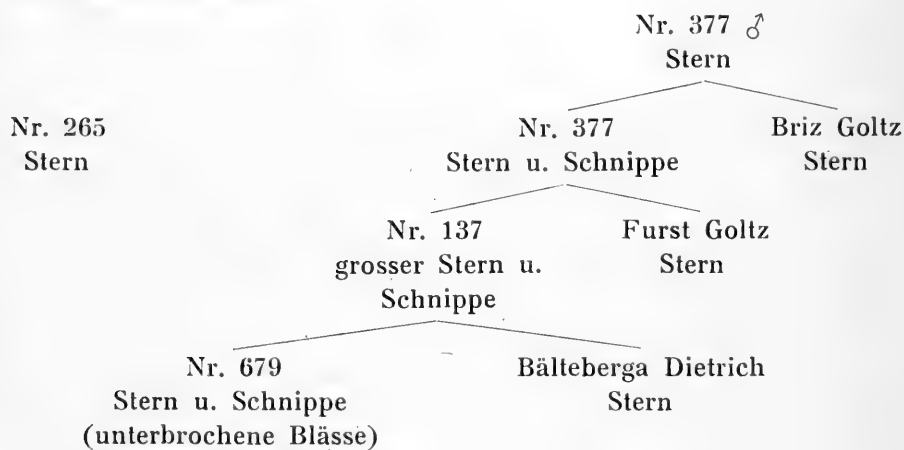


Nr. 531 ist Halbschwester zu Nr. 410.

Trotzdem dass die Mutter, Grossmutter und Urgrossmutter der Kuh Nr. 290 kleinen Stern und alle Stammväter Stern besaßen, bekam diese Stern und Schnippe. Ihre Tochter Nr. 480 erhielt dagegen Stern, Nr. 359 ist Schwester zu Nr. 94 und Nummer 148 und 224 sind Geschwister zu Nr. 623.

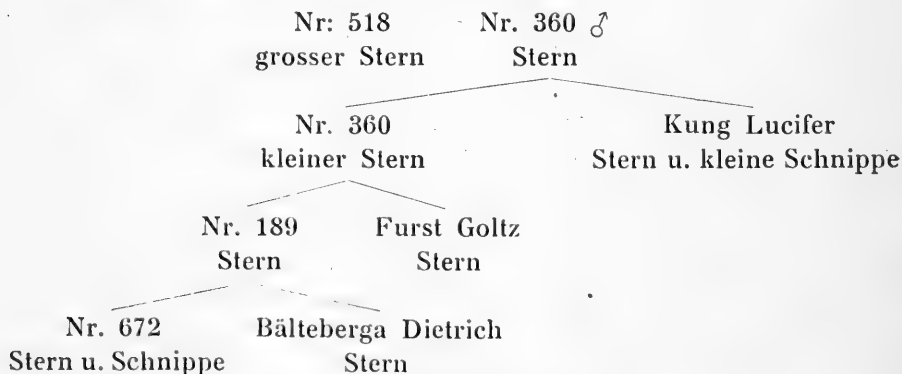
Die folgende Ahnentafel zeigt uns, dass Stern in zwei aufeinanderfolgenden Generationen auftreten kann, wenn auch einige Generationen vorher ohne solchen gewesen sind.

Untenstehende Ahnentafel gibt uns ein Beispiel dafür, wie in einer Familie, die durch 3 Generationen »Stern und Schnippe« besessen hat, Stern auftreten kann.



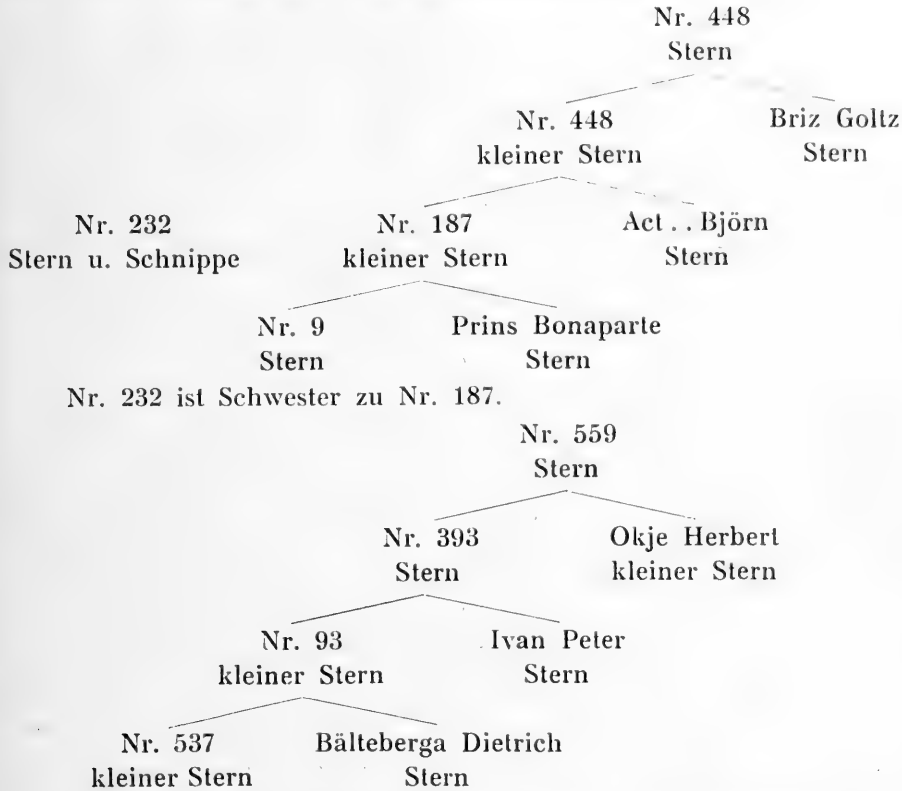
Nr. 265 ist Schwester zu Nr. 377.

Ähnliches weist die folgende Ahnentafel.



Nr. 518 und Nr. 360 sind Geschwister.

In den folgenden zwei Ahnentafeln wird gezeigt, wie in einer Familie Stern durch vier Generationen vererbt wurde. Trotz dieser anscheinend sicheren Vererbung, kann man sich nicht darauf verlassen, dass Stern ein konstantes Charakteristikum geworden ist.



Wir haben viele Beispiele dafür, dass rechte Geschwister verschieden sind. Die Kuh Nr. 582, Bromus 17 z. B. hatte Stern und Schnippe und bekam durch den Stier Prins Bonaparte (Stern) drei Kälber. Das eine Kalb, 37, Bromus 26, hatte Blässe, das andere, 91, Bromus 30, kleinen Stern und das dritte, 181, Bromus 33, grossen Stern und Schnippe.

Da sich Homo- und Heterozygoten nicht von einander unterscheiden lassen, kann man durch Auswählen von Tieren mit Stern zur Zucht nicht sicher sein, Abkommen mit Stern zu erhalten. Man kann jedoch keinen anderen Weg einschlagen. Gewöhnlich ist der Stern gross, wenn er zugleich mit Schnippe vorkommt. Deshalb dürfte es angezeigt sein, bei Versuchen grossen Stern zu vermeiden. Andererseits

steht zu erwarten, dass der Stern bei Abkommen von Eltern, die beide einen sehr kleinen Stern (Flöckchen) besitzen, leicht ausbleibt. Weiters muss man sich darüber klar sein, dass der Stern bei Abkommen von Eltern mit »Stern und Schnippe« oder von solchen, die keinen Stern besaßen, gleich konstant sein kann, wie der Stern von Tieren, deren Eltern einen solchen hatten.

Aus dem hier angeführten dürfte hervorgehen, wie schwer es eigentlich ist, den Stern rein zu züchten. Wer sich darauf einlässt, dem steht eine Sisyphusarbeit bevor.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ADAMETZ, L. 1904—05. Die biolog. u. zücht. Bedeut. der Haustierfärbung. Jahrb. landw. Pflz.- u. Tierzüchtung, II.
2. FUNKQUIST, H. 1913. Föreläsningar vid Alnarp 1913.
3. — 1920. The inheritance of the muzzle colour in the cattle breed of Stjersund. Hereditas I.
4. — 1922. Hur nedärves bläs, stjärn och snopp samt stjärn inom svartbrokig svensk låglandsboskap? Barnekows Mejerikalender.
5. HAECKER, V. 1915. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse. Z. Ind. Abst. 14.
6. — 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena.
7. — u. KUTTNER, O. 1915. Über Kaninchenkreuzungen II. Z. Ind. Abst., 14.
8. HANSEN, J. 1921. Lehrbuch der Rinderzucht.
9. HENSELER, H. 1913. Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungsregeln usw. 23. Flugschrift Dtsch. Ges. Züchtungskunde.
10. KIESEL, 1913. Über Mendelsche Vererbung beim Rind. Zeitschr. Ind. Abst. 10.
11. LANG, A. 1914. Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena.
12. PITT, FRANCES. 1920. Notes on the inheritance of colour and workings in pedigree Hereford cattle. Journal of Genetics, Vol. IX. No. 3.
13. PUSCH, G. 1910. Die Beurteilung des Rindes.
14. WALTHER, A. R. 1913. Die Vererbung unpigmentierter Haare (Schimmelung) und Hautstellen (»Abzeichen«) usw. Z. Ind. Abst., 10.
15. WERNER, H. 1912. Die Rinderzucht. 3. Aufl.
16. WILSON, JAMES. 1921. The Breeding and Feeding of Farm Stock.
17. ZORN, W. 1919. Haut und Haar als Rasse- und Leistungsmerkmal in der landwirtschaftlichen Tierzucht. 48. Flugschrift d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde. Berlin.

STUDIES ON HIGH AND LOW NON-DISJUNCTION IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*

BY GERT BONNIER

ZOOTOMICAL INSTITUTE, UNIVERSITY OF STOCKHOLM

IN this paper crosses are described involving the following genes:

In the chromosome I: yellow (body-color y 0,0), scute (bristles s_c 0,0), broad (wing b_r 0,6), prune (eye-color p_n 0,8), white (eye-color w 1,5), eosin (eye-color w^e 1,5), facet (ommatidia f_a 3,1), echinus (ommatidia e_c 5,5), ruby (eye-color r_b 7,5), cut (wing c_t 20,0), tan (body-color t 27,5), vermilion (eye-color v 33,0), miniature (wing m 36,5), garnet (eye-color g 44,4), forked (bristles f 56,5), Bar (eye-shape B 57,0). A number of lethals. The combination $s_c e_c c_t v g f$ is called *X-pl* and the combination $s_c b_r e_e r_b t f$ is called *6-pl*. In the chromosome II: black (body-color b_l). In the chromosome III: sepia (eye-color s_e), spineless (bristles s_s), kidney (eye-shape k), ebony and sooty (body-colors e and e^s), pink (eye-color p), white-ocelli (ocelli w_o), rough (ommatidia r_o). In the chromosome IV: bent (wing b_l), eyeless (eye-shape).

I. INTRODUCTION.

Since BRIDGES wrote his often cited paper (BRIDGES 1916) on non-disjunction we have got not only an exact proof of the chromosome-theory of heredity but also a very clear idea about the mechanism which produces exceptions to the regular criss-cross inheritance of sex-linked genes. Thus, if we have a *Drosophila* female, which is homozygous with respect to a recessive sex-linked factor, and if among her offspring there occur matroclinous daughters and patroclinous sons this means that there has been either primary or secondary non-disjunction. In primary non-disjunction the two X-chromosomes both remain in the egg or both go out to the polar body. When an egg containing two X:s is fertilized by a Y-chromosome-bearing sperm we get a matroclinous daughter and when a non-X-containing egg is fertilized by an X-carrying sperm the result is a patroclinous son. The matroclinous daughters have thus the constitution *XXY* and during

their maturation all possible combinations of the sex-chromosomes occur with the consequence that also these females will produce exceptional daughters and sons. This is the secondary non-disjunction, and it follows that the exceptions arise from oocytes with heterosynapsis (synapsis between X and Y) since it is possible only after heterosynapsis to obtain two- X or non- X -containing eggs. After such a heterosynapsis there are furthermore two different possibilities: the free X may go with the synapsed X or it may go with the Y , and it is from the first of these two cases that the exceptions result. Now, under the condition that it is purely a matter of chance which of these two possibilities it is that occurs BRIDGES derives the formula giving the relation between the percentage of heterosynapsis (x) and the percentage of exceptions (y): $y = \frac{100 x}{400 - x}$ (BRIDGES 1916 p. 17). And if there

is a random distribution of the sex-chromosomes during synapsis, which means that there are twice as many possibilities for XY -synapsis as for XX -synapsis or that x is 66 %, this gives the value $y = 20$ %. But as a matter of fact BRIDGES found as a rule not 20 % of exceptions but only 4.3 % (corresponding to $x = 16.5$ %).

One may therefore ask the reason why the XX -synapses are so much commoner than the XY -synapses. This, of course, is a question of the cell-physiology, but if we could find different lines of non-disjunction giving different percentages of exceptions we could at least analyze the genetical basis of such a difference. BRIDGES himself found a few cultures with exceptionally high percentages of exceptions and he suggested that it was due to a mutation in the Y -chromosome. But as his data are very few, they seem not to be conclusive. In a footnote (p. 142) he states, however, that he has made extensive tests, which prove this view and which show that the mean percentage of exceptions in this high non-disjunctional line is about 20.

Now I possess a stock of non-disjunctional flies always giving a high percentage of exceptions, viz. the so-called eosin line of high non-disjunction, i. e. a line where the XXY -females carry eosin in both the X 's and forked in one of them and where these females in every generation are mated to Bar males. This culture was sent to me by Dr. MOHR in Christiania who brought it with him from Dr. BRIDGES in New York, but I do not know anything about its origin.

In order to examine if the high percentage of exceptions also in this stock was due to something in the Y -chromosome I crossed at a venture in masscultures exceptional females to various males. Thus

for instance I crossed exceptional females from the high non-disjunctive stock to wild type males. From this again exceptional daughters were crossed to their exceptional brothers, and here we had to expect a low percentage if namely this percentage was dependent on the Y. But in a total of 397 flies I found 17.4 % of exceptions. In two further generations exceptional sisters were crossed to exceptional brothers. In the first of them we had to expect a high percentage and in the second one a low percentage. The figures were however, in the first generation 23.1 % of exceptions in a total of 420, in the second generation 25.2 % in a total of 313. Hence it was obvious that it probably could not be the Y-chromosome which was responsible for the high percentage of exceptions in the eosin line of high non-disjunction and it therefore seemed to me to be worth while to study more thoroughly the genetical basis of this high percentage.

Even from the beginning it must be noted that a rather great difficulty is involved in such an examination because of the fact that there always is a very large range of variation of the exception-percentage and that there surely exist a great number of external and internal but not hereditary causes which have an influence on this percentage. Thus although we may use the statistical methods for testing whether two different percentages belong to the same category or not, it is impossible to rely with absolute certainty upon these methods. But on the other hand as we have no other means of interpreting the significance of the figures from our tables I think that the statistical methods are indispensable.

I have made use of only one statistical quantity, viz. the mean error. Thus if for instance in one series of experiments there occur n flies with p percent of exceptions and in another m flies with q percent of exceptions then the mean error for the first series is $\pm \sqrt{\frac{p(100-p)}{n}}$ and for the second $\pm \sqrt{\frac{q(100-q)}{m}}$. Next in order to conclude that the two values p and q belong to different categories the comparison is made so that the difference between p and q must be more than 3 times $\sqrt{\frac{p(100-p)}{n} + \frac{q(100-q)}{m}}$. In doubtful cases we may of course also be led by the genetic constitution of the culture just tested. To every percent of exceptions that is calculated I have added \pm the mean error.

Since now in nearly all my cultures sex-linked lethals have been present it is not correct to calculate the number of exceptions as percents of the number of hatched flies but it has been necessary to

use another male number. If there has been only one lethal present the number of males is multiplied by 2, in most of the cultures, however, two lethals (l_l and l_r) at the distance of 8,9 units have been present and in these cases the number of males is multiplied by 2,2. (For the derivation of the number 2,2 see BONNIER 1922). In other cultures, finally, there have been lethals in both the X-chromosomes (cf. BONNIER 1923) and in these cases there has been chosen as male number 95 % of the number of females since the proportion in *Drosophila* between males and females according to WARREN (1918) ordinarily is 95 : 100. In all doubtful cases I likewise have taken 95 % of the females as the male-number.

In order to avoid errors due to the influence of the environment the rule has been to count only those cultures in which at least 40 females have hatched. But as a number of cultures has been made up under rather unfavorable culture-conditions it has been necessary in a few instances in order to have any result at all to consider also cultures with a lower output. Finally concerning the tables I have by the side of the number of regular males tabulated the theoretical number used for the calculation of the percentages and in order to make it possible for the reader to judge the theoretical value of the experiments I have stated for every culture the phenotype of the parents and from which culture they are descendents.

I am much indebted to Dr. M. E. COLLETT, who has been kind enough to correct the English text and to Dr. G. SÖDERBERG for her kindness in drawing the figures.

II. THE EXPERIMENTS.

Let us now begin by enumerating the different a priori causes which are not due to the environment but which may influence the percentage of exceptions.

1. There may be different kinds of Y-chromosomes (as mentioned by BRIDGES).
2. There may be a gene or genes in the autosomes.
3. There may be a gene or genes in the X-chromosome.
4. There may be genes both in the autosomes and in the X.
5. There may be a cytoplasmic »factor» inherited only from the females.
6. There may be still other causes.

From the trial mentioned in the introduction it was inferred that

the Y-chromosome had nothing to do with the percentage of exceptions and also that the autosomes were not responsible for this percentage since by these crosses the high-percentage producing females should at least in some instances have been heterozygous for the autosomes of the high non-disjunctional stock. But in order to have a more exact answer to this point the following experiments were carried out. A number of pair-cultures were raised where the flies had the constitution of the high non-disjunctional stock (Table 1). (It must be remembered that whereas the crosses in this stock from the beginning were of the type $\frac{we}{we} f \times B$ there had arisen before the beginning of the experiments here published two lethals [l_l and l_r] in the forked-bearing chromosome).

TABLE 1.

Offspring of eosin exceptional daughters from high non-disjunctional cultures when mated by Bar exceptional sons from high non-disjunctional cultures.

Culture Number	Mother from		Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table	culture	table						
587	stock	—	stock	—	111	11	47	103	18	243
588	»	—	»	—	84	30	40	88	16	218
589	»	—	»	—	79	23	30	66	10	178
591	589	1	589	1	101	24	37	81	27	233
614	588	1	588	1	53	14	17	37	12	116
689	614	1	614	1	67	44	38	84	38	233
690	614	1	stock	—	47	38	18	40	36	161
Total					542	184	227	499	157	1382

Percentage of exceptions $24_{.67} \pm 1_{.16}$.

As table 1 shows the result was a total of 1382 flies with $24_{.67} \pm 1_{.16}$ percent of exceptions. Next (table 2) exceptional females from the high non-disjunctional stock or from table 1 were crossed to males from other sources giving a total of 1995 and an exception-percentage of $21_{.40} \pm 0_{.92}$. In three different cultures crosses of the same kind were made but with the difference that the males carried in addition to other genes the gene eosin and thus making it impossible to distinguish regular and exceptional daughters. However, among a total of 132 males there were $17_{.42} \pm 3_{.3}$ percent of exceptions. (Table 3).

TABLE 2.

Offspring of eosin exceptional daughters from high non-disjunction cultures when crossed to males from other sources.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table						
440	stock	—	<i>X-pl</i>	stock	—	34	10	16	35	3	82
593	588	1	<i>s_c e_c f</i>	543	10	131	50	38	84	28	293
596	589	1	<i>s_c g f</i>	544	10	96	16	31	68	21	201
597	589	1	<i>s_c e_c c_t v</i>	544	10	43	8	28	62	15	128
600	587	1	<i>2 s_e s_s k e_s</i>	stock	—	65	9	25	55	11	140
601	587	1	<i>2 e² w_o r_o</i>	»	—	89	26	39	86	18	219
602	588	1	<i>s_c e_c c_t</i>	544	10	39	23	27	59	11	132
603	588	1	<i>2 y p_n</i>	stock	—	70	14	41	90	13	187
604	588	1	<i>2 b_l p b_l</i>	»	—	60	18	13	29	21	128
605	588	1	<i>2 eyeless</i>	»	—	75	30	28	62	25	192
606	588	1	<i>s_c e_c c_t v g</i>	544	10	27	19	16	35	1	82
631	589	1	<i>X-pl</i>	stock	—	42	7	15	33	2	84
638	588	1	<i>s_c e_c c_t</i>	576	10	36	22	29	64	6	128
Total						807	252	346	761	175	1995

Percentage of exceptions 21.40 ± 0.92 .

TABLE 3.

Offspring of eosin exceptional daughters from table 1 when mated by males which among others carried the gene eosin.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Total daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons
	culture	table		culture	table				
594	588	1	<i>w^e c_t v g f</i>	543	10	65	22	48	12
611	589	1	<i>s_c w^e v g f</i>	576	10	42	18	40	8
636	588	1	<i>s_c w^e c_t v g f</i>	575	10	47	20	44	3
Total						154	60	132	23

Percentage of exceptions 17.42 ± 3.30 .

Finally exceptional daughters from tables 2 and 3 were crossed to still other kinds of males and this was carried on for two generations. As table 4 shows the output was 1073 flies with the percentage of exceptions 21.44 ± 1.25 .

TABLE 4.

Further generations of female-exceptions from high non-disjunction cultures when mated by various males.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table						
669	604	2	<i>y</i>	stock	—	68	19	33	73	23	183
670	604	2	<i>y</i>	»	—	79	12	40	88	17	196
675	636	3	<i>y</i>	»	—	55	20	23	51	24	150
700	669	4	<i>mg</i> ²	»	—	72	25	34	75	26	198
709	669	4	<i>f_a</i>	»	—	83	8	26	57	9	157
710	669	4	<i>f_a</i>	»	—	75	20	31	68	27	190
Total						452	104	187	411	126	1073

Percentage of exceptions 21.44 ± 1.25 .

Common percentage of exceptions from tables 1—4 22.28 ± 0.62 .

As is seen immediately the percentage of exceptions from the tables 1—4 all have the same order of magnitude and from this I concluded that neither the *Y* nor the autosomes may influence the percentage of exceptions. I have therefore in the following experiments not paid much attention to the constitution of the males to which I have crossed the exceptional females. It would however have been better in order to test the influence of the *X* only always to cross these females to males from unrelated stock, since we then could have been quite sure never to get exceptional females homozygous with respect to the autosomes of the high non-disjunctional stock. There is namely the possibility, that although the *X*:s from the high non-disjunctional stock (which in the following may be denoted by \bar{X}) alone may be responsible for the high percentage of exceptions, when these *X*:s are not present the females which are homozygous with respect to the high non-disjunctional autosomes also may produce a percentage of exceptions higher than the ordinary as a consequence of autosomal genes (in the same sense as for instance there are autosomal genes which produce the same eyecolor as do sex-linked genes). Some of the results may therefore be looked upon as merely alternative.

Now when taking regular daughters from high non-disjunctional cultures and crossing them to various males the *XXY*-females always produce a low percentage of exceptions (table 5) which makes it clear that point 5 viz. the assumption of a cytoplasmic »factor» only inheri-

ted by the females can not hold good. From this it also follows that if there are genes which are responsible for the high percentages these genes must be strictly recessive.

TABLE 5.

Offspring of wild type daughters from culture 440, table 2, when mated by 6-pl males from stock.

Culture Number	Total daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons
442	110	44	88	0
443	92	58	58	0
450	102	87	87	0
Total	304	189	233	0
444	75	67	67	1
445	156	55	121	2
446	133	37	81	4
451	135	45	99	2
Total	499	204	368	9

Percentage of exceptions 2.45 ± 0.80 .

The first inference that is to be made with absolute certainty is thus that the \bar{X} :s are themselves capable of producing the high percentage of exceptions. But what is it in the \bar{X} :s which produces this high percentage?

In order to have an answer to this question I have used a method consisting in the separation of the \bar{X} :s and then joining various pieces of them with other X :s and in each case I have calculated the percentage of exceptions. Thus I took 7 regular wild type females from 440 (table 2) and crossed them to scute broad echinus ruby tan forked males (i. e. 6-pl males) (table 5). Because of the fact that 4 of these 7 females produced exceptional sons they showed themselves to be XXY -females. As the wild-type mothers of table 5 had the constitution

$\frac{\bar{X}}{s_c e_c c_t v g f}$ it is obvious that their scute daughters should have had inherited the whole \bar{X} -chromosome with the exception of the part to the left of echinus and likewise the scute forked daughters must have inherited the \bar{X} -chromosome with the exception of this same left part and a part of the right hand end of the chromosome. A number of such females were crossed to males of various kinds also from

table 5, but in order to avoid the production of $XXYY$ females the males were always taken from those cultures of table 5 in which no exceptions occurred. Unfortunately only three of these females showed themselves to be of the XXY type (table 6). As expected there was the low percentage of exceptions in tables 5 and 6, viz. 2.45 ± 0.80 and 2.59 ± 0.69 .

The mother of cult. 462 (tab. 6) had the constitut. $\frac{s_c}{s_c} \frac{w^e}{b_r} \frac{l_l}{e_c} \frac{l_r}{r_b} \frac{l_f}{l_f}$ and she was crossed to a scute echinus male from culture 450 (table 5). A number of her scute daughters were crossed to wild type males from stock. Of these daughters those which were not exceptions themselves (table 7) had in both their X 's inherited a part of the original X 's. In one of the X 's they thus carried the whole part of an \bar{X} which lies to the right of some point between echinus and cut in which in the meanwhile a new lethal had arisen (l_l , see BONNIER 1923). The other X was of the constitution $s_c w^e l_l l_r f$ or perhaps in some instances $s_c w^e l_l l_r$, i. e. of the original X there remained a piece from a point between scute and eosin to a point to the right of tan. Thus finally the section that was common to the two X 's and which originated from the X 's had its endpoints somewhere between echinus and cut and somewhere between tan and forked. Such crosses were continued for some generations where the exceptional females were always picked out. From table 7 we find that in a total of 3588 there was 9.28 ± 0.19 percent of exceptions.

The scute forked mother of culture 463 (table 6) had one X of the constitution $s_c l_l l_r f$ and a part of this X reaching from a point

TABLE 6.

Offspring of regular daughters from table 5, when mated by males from the same table.

Culture Number	Mothers phenotype	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Total daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons
		culture	table		culture	table				
462	s_c	446	5	$s_c e_c$	450	5	96	55	121	1
463	$s_c f$	445	5	$s_c e_c$	443	5	82	37	81	3
467	s_c	451	5	$s_c w^e$	450	5	74	31	68	3
Total								123	270	7

Percentage of exceptions 2.59 ± 0.66 .

TABLE 7.

Offspring of scute non-disjunctional daughters from 462 table 6 and their exceptional female descendents when mated by wild type males.

Culture Number	Mother from		Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table	culture	table						
470	462	6	stock	—	56	7	1	53	10	126
469	462	6	»	—	90	1	0	86	1	178
472	462	6	»	—	72	7	1	68	7	154
473	462	6	»	—	85	0	0	81	2	168
484	462	6	»	—	45	6	0	43	4	98
486	462	6	»	—	39	8	1	37	4	88
515	470	7	470	7	97	17	3	92	11	217
517	472	7	472	7	176	30	14	167	38	411
518	472	7	472	7	100	7	7	95	9	211
519	470	7	470	7	75	16	3	71	6	168
520	517	7	517	7	109	13	2	104	7	233
521	517	7	517	7	110	9	1	105	5	229
522	517	7	517	7	73	9	0	69	10	161
527	517	7	517	7	109	8	1	104	10	231
524	517	7	517	7	68	8	0	65	4	145
525	517	7	517	7	144	6	3	137	5	292
548	517	7	517	7	115	10	0	109	8	242
572	517	7	517	7	35	7	1	33	3	78
573	517	7	517	7	71	11	1	67	9	158
Total					1669	180	39	1586	153	3588

Percentage of exceptions 9.28 ± 0.49 .

between eosin and echinus to a point between garnet and forked was inherited from the \bar{X} . She was likewise crossed to a scute echinus male from culture 443 (table 5). Some of her regular scute daughters were crossed to wild type males from stock and from these cultures exceptional females were again crossed to wild males and this was continued for a few generations. As table 8 shows I got here 6.93 ± 0.75 percent of exceptions in a total of 1140 zygotes. The part common to the two X :s which was inherited from the \bar{X} :s extended from a point between echinus and cut to a point between tan and forked.

The mother of culture 467 (table 6) carried an X of the constitution $s_c w^e l_l l_r f$ in which a part from a point between scute and eosin to a point between tan and forked originated from \bar{X} and she was crossed to a scute eosin male from 450 (table 5). Some of her regular

scute eosin daughters were crossed to wild males from stock and I proceeded as in the foregoing cases. As it may be seen from table 9, there occurred in this way 2159 zygotes with a percentage of exceptions of 12.83 ± 0.72 %. And here the part common to the two X's and inherited from the original high non-disjunctional X's was the whole chromosome with the exception of a piece to the left of a point between scute and eosin plus a piece to the right of a point between tan and forked.

TABLE 8.

Offspring of scute non-disjunctional daughters from 463 table 6 and their exceptional female descendents when mated by various males.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table						
474	463	6	+	stock	—	75	0	29	64	1	140
475	463	6	+	»	—	38	1	9	20	2	61
492	463	6	B	»	—	22	9	18	40	3	74
493	463	6	B	»	—	19	5	7	15	6	45
503	463	6	B	»	—	21	2	5	11	1	35
514	475	8	+	475	8	122	7	52	114	4	247
546	514	8	+	515	7	107	6	44	97	10	220
547	514	8	+	515	7	99	9	57	125	9	242
598	547	8	+	547	8	48	3	11	24	1	76
Total						551	42	232	510	37	1140

Percentage of exceptions 6.93 ± 0.75 .

I think thus that the inference may be made that the lowering of the percentage of exceptions in these cases is due to the absence of some parts of the \bar{X} -chromosome. But as a matter of fact this lowering in all three cases is not great enough to reach the limits of error of the ordinary low percentage, but reaches only a percentage between this low percentage and the high percentage typical of the eosin line of high non-disjunction. On the other hand if we compare the percentage of exceptions from tables 7 and 8 their difference is 2.35 and this difference divided by the mean error of the difference is 2.61. In the same way the difference between the values from tables 7 and 9 is 3.55 and the ratio of the difference and the mean error of the difference is 4.08. Finally the corresponding values for the comparison of the figures from tables 8 and 9 are 5.90 and 5.67. It is therefore not possible

to conclude from these figures whether the percentages from the tables 7, 8 and 9 belong to different categories or not. But at least in the case of the tables 8 and 9 the difference between the percentages is so

TABLE 9.

Offspring of scute eosin non-disjunctional daughters from 467 table 6 and their exceptional female descendents when mated to various males.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Total daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table							
476	467	6	+	stock	—	41	4	—	7	15	4	64
479	467	6	+	»	—	41	10	—	12	26	11	88
497	467	6	<i>B</i>	»	—	18	6	—	10	22	4	50
510	497	9	<i>X-pl</i>	»	—	96	26	—	50	110	26	258
526	476	9	+	476	9	87	13	—	19	42	10	152
527	479	9	+	479	9	81	18	—	24	53	17	169
528	527	9	+	527	9	49	2	—	21	46	2	99
531	527	9	+	527	9	41	7	—	13	29	6	83
532	527	9	+	527	9	34	4	—	16	35	3	76
535	510	9	<i>X-pl</i>	510	9	97	6	—	39	86	1	190
536	510	9	<i>X-pl</i>	510	9	43	2	—	11	24	3	72
537	510	9	<i>B</i>	stock	—	84	4	—	32	70	1	159
574	510	9	<i>X-pl</i>	510	9	39	1	—	23	51	6	97
595	531	9	<i>sc ec ct</i>	543	10	65	16	—	27	59	4	144
629	537	9	<i>X-pl</i>	stock	—	63	3	—	22	48	3	117
640	531	9	<i>sc</i>	543	10	27	13	—	11	24	7	71
639	531	9	<i>sc we vgf</i>	544	10	—	—	48	15	33	3	36
643	639	9	<i>y</i>	stock	—	105	20	—	44	97	11	233
Total						1011	155	—	396	871	122	2159

Percentage of exceptions 12.83 ± 0.72

great when compared with the mean error as to make it very possible that it is not due solely to errors in sampling.

It was, however, necessary to make an extensive number of further crosses in order to have more available data on the problem.

The same principles for testing the problem were used at this time, but it seemed to be more convenient to arrange the experiments in such a way that the non-disjunctional females which were to be examined had inherited one whole \bar{X} and that there only in the other sex-chromosome were present greater parts of other X 's. For one line of cultures, however, (table 16) one X -chromosome was used in which

only a piece from a point between scute and echinus up to a point between tan and forked originated from an \bar{X} .

Thus from culture 510 (table 9) there were taken 6 regular scute females and crossed to Bar males from stock (table 10). Of these sex females four were of the ordinary XX type and from their offspring there were taken sons of different constitution and crossed to high-non-disjunctional females (from table 2) and to a scute eosin female from culture 531 (table 9).

TABLE 10.

Offspring of regular scute females from 510 table 9 when mated to Bar males from stock.

Culture Number	Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Exceptional sons
543	127	0	84	0
544	84	0	73	0
575	125	0	54	0
576	143	0	139	0
Total	479	0	350	0
540	105	2	88	4
542	123	1	36	2
Total	228	3	124	6

In this way it was possible to obtain a number of non-disjunctional lines, where other parts of the X were common to the sex-chromosomes of the females.

A scute echinus cut male from 576 (table 10) was crossed to an eosin female from 588 (table 1). This cross constituted culture 638 (table 2) and from this culture again a wild type daughter was mated by an eosin vermilion forked⁴ Bar male from stock (culture 661, table 11). In this and the following cultures from table 11 the pieces of the \bar{X} which is common to both the X 's of the non-disjunctional females extends thus from a point between cut and vermilion to a point to the right of forked. The percentage here was 15.58 ± 1.01 .

Another scute echinus cut male from 544 (table 10) was crossed to an eosin female from 588 (table 1). From this cross (602, table 2) a wild type female was taken (659, table 12) being the first of the two cultures in table 12. Here too the part of \bar{X} common to both X 's has its limits between cut and vermilion and to the right of forked. The percentage was 10.64 ± 1.4 in a total of 517.

TABLE 11.

Offspring of a wild type non-disjunctional daughter from 638 table 2 and her exceptional female descendents when mated to eosin vermilion forked⁴ Bar males.

Culture Number	Mother from		Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table	culture	table						
661	638	2	stock	—	83	21	33	79	24	207
702	661	11	661	11	75	22	20	71	12	180
703	661	11	661	11	168	21	53	160	21	370
705	661	11	661	11	81	13	13	77	18	189
706	661	11	661	11	146	21	41	139	26	132
Total					553	98	160	525	101	1277

Percentage of exceptions 15.58 ± 1.01 .

TABLE 12.

Offspring of a wild type non-disjunctional daughter from 602 table 2 and of one of her exceptional daughters, when crossed to eosin vermilion forked⁴ Bar males.

Culture Number	Mother from		Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table	culture	table						
659	602	2	stock	—	65	5	40	80	8	158
707	659	12	659	12	165	21	76	152	21	359
Total					230	26	116	232	29	517

Percentage of exceptions 10.64 ± 1.40 .

Common percentage of exceptions from tables 11 and 12 14.16 ± 0.82 .

Next a non-disjunctional eosin female from 589 (table 1) was mated to a scute echinus cut vermilion male from 544 (table 10) constituting culture 597 (table 2), and from this culture wild type daughters were crossed to yellow and Bar males (table 13). In this line the part of the X common to the sex-chromosomes has its left limit between vermilion and garnet and its right limit somewhere to the right of forked. The percentage was 13.28 ± 1.08 in a total of 414.

The mother of culture 596 (table 2) was an exceptional daughter from 589 (table 2) and she was mated to a scute garnet forked male

TABLE 13.

Offspring of non-disjunctional wild type females from 597 table 2 and of their exceptional female descendents when mated to various males.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Total daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table							
644	597	2	y	stock	—	—	—	96	46	92	8	100
645	597	2	y	»	—	—	—	126	39	86	23	109
646	597	2	y	»	—	—	—	92	56	112	6	118
687	597	2	B	»	—	7	3	—	6	12	1	23
720	687	13	B	»	—	30	8	—	9	20	6	64
Total						37	11	—	156	322	44	414

Percentage of exceptions 13.28 ± 1.68 .

TABLE 14.

Offspring of a forked non-disjunctional daughter from 596 table 2 and of her exceptional female descendents when mated to various males.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table						
655	596	2	y	stock	—	119	17	43	103	12	251
667	596	2	y	»	—	117	18	1	111	16	262
694	667	14	w	»	—	169	15	3	161	17	362
695	667	14	w	»	—	143	5	5	136	23	307
696	667	14	w	»	—	127	22	3	121	18	288
698	667	14	y	667	14	110	20	1	105	11	246
699	667	14	y	667	14	151	12	0	143	13	319
714	655	14	y	655	14	102	6	41	97	10	215
715	655	14	y	655	14	86	4	24	82	7	179
716	655	14	y	655	14	62	5	16	59	4	130
721	667	14	y	667	14	83	9	1	79	13	184
722	667	14	y	667	14	74	7	1	70	4	155
Total						1343	140	139	1276	148	2907

Percentage of exceptions 9.91 ± 0.56

from 544 (table 10). A number of her forked daughters were crossed to yellow males and this procedure was repeated for some generations (table 14). Here the piece common to the X:s and inherited

from the \bar{X} extended from a point between eosin and echinus to a point between vermilion and garnet. The percentage of exceptions was 9.91 ± 0.56 in a total of 2907.

The ancestry of culture 674 (table 15) is the following: An eosin daughter from 588 (table 1) was crossed to a scute eosin cut vermilion garnet forked male from 575 (table 10) in the culture-bottle 636 (table 3) and one of her eosin daughters was the mother of 674 (table 15). She herself was mated to a yellow male and the ordinary procedure was followed for some generations. The part here common

TABLE 15.

Offspring of a regular eosin non-disjunctional daughter from 636 table 3 and of her exceptional female descendents when mated to various males.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table						
674	636	3	<i>y</i>	stock	—	114	18	58	116	18	266
711	674	15	<i>y</i>	674	15	71	1	39	78	5	155
712	674	15	<i>y</i>	674	15	91	6	68	68	3	168
737	674	15	<i>y</i>	674	15	61	7	49	49	7	124
738	711	15	<i>y</i>	711	15	106	8	59	118	7	239
746	712	15	+	stock	—	110	3	84	84	10	207
Total						553	43	357	513	50	1159

Percentage of exceptions 8.02 ± 0.80 .

to the \bar{X} :s and originating from \bar{X} has its left limit between scute and eosin and its right one between echinus and cut. The output was 8.02 ± 0.80 percent of exceptions in a total of 1159.

Finally a scute eosin female from 531 (table 9) was mated to a scute eosin vermilion garnet forked male from 544 (table 10) constituting culture 639 (table 9). A scute eosin forked daughter from this culture was then mated to yellow males and the scheme was followed of taking exceptional daughters and crossing them to various males for some generations (table 16). The percentage here is 9.51 ± 0.90 in a total of 1062. The part of the \bar{X} which is common to the sex-chromosomes has one limit between scute and eosin and the other between cut and vermilion.

Before I finish the enumeration of the different crosses of the experiment it must be remembered that in the crosses of tables 5, 6 and

TABLE 16.

Offspring of a scute eosin forked regular non-disjunctional daughter from 639 table 9 and of her exceptional female descendents when mated to various males.

Culture Number	Mother from		Fathers phenotype	Father from		Regular daughters	Exceptional daughters	Regular sons	Calculated regular sons	Exceptional sons	Total calculated offspring
	culture	table		culture	table						
671	639	9	y	stock	—	108	7	34	75	6	196
708	671	16	f _a	»	—	58	6	31	68	5	137
724	671	16	B	»	—	95	9	41	90	5	199
735	671	16	y	643	9	56	4	31	68	8	136
742	735	16	y	735	16	99	14	30	66	14	193
749	708	16	f _a	stock	—	90	11	40	88	12	201
			(the same as the one used in 708)								
Total						506	51	207	455	50	1062

Percentage of exeptions 9.51 ± 0.90 .

10 we had a typical low percentage of exceptions and this ensures that the something in the chromosomes which makes this percentage higher than usual must be present in both the homologous chromosomes (or absent from both the chromosomes if it is the absence of something which produces the high percentage). And as a consequence, if there is a gene or a set of genes which produce the high percentage, these genes have no effect in flies heterozygous for all of them.

III. DISCUSSION AND CONCLUSIONS.

From the data reported in the preceding chapter there are not many conclusions which can be drawn with absolute certainty. But in maintaining the denotation \bar{X} for the X-chromosomes originating from the eosin line of high non-disjunction, the following points have been proved by the experiments:

1. Non-disjunctional females, which are homozygous for the two \bar{X} :s give always the high percentage of exceptions no matter from where the Y-chromosome and the autosomes originate.

2. Non-disjunctional females which are heterozygous with respect

to all the chromosomes from the eosin line of high non-disjunction produce a low percentage of exceptions.

3. The ovarian cytoplasm of the exceptional females from the high non-disjunctional cultures can not be responsible for the high percentage for if it were, their regular non-disjunctional daughters should always produce the high percentage of exceptions. But from tables 5 and 10 it is clear that this is not so.

4. In fragmenting the original \bar{X} 's and making up non-disjunctional cultures, where the exceptional females are homozygous with respect to different parts of these \bar{X} 's it has been possible to produce a number of different percentages of exceptions all of which lie between the ordinary low percent and the high percent from the eosin line of non-disjunction.

Concerning the last point one might suggest that it is some influence from the autosomes or the Y-chromosome which makes the percentage higher than the ordinary low percentage. But as a matter of fact there are a great number of instances recorded in the tables of the foregoing chapter where the exceptional females have been at the most heterozygous with respect to the autosomes from the high non-disjunctional line and having another Y-chromosome. Thus it seems to me that one may infer that neither the Y-chromosome nor the autosomes of the eosin line has any influence upon the exception percentage. But as I mentioned in the introduction it seemed to me to be clear from the first crosses made that the whole force which produce the high percentage originates from the \bar{X} and that I therefore did not pay sufficiently great attention to the source from which the autosomes and the Y-chromosomes of the tested females originated. Thus finally I concede that I have no complete and absolutely conclusive proof that the autosomes and the Y-chromosome are without influence upon the percentage of exceptions in the eosin line but the data from my tables makes it at least highly probable that it is so.

Of the different possibilities enumerated at p. 84 only two remain which may be used to explain the high percentage, viz. the possibility of a gene or genes in the X (which thus must be recessive) or the possibility of something else in the \bar{X} .

If it was a recessive gene in the X which was responsible for a percentage higher than the ordinary one than in all experiments where we have found such a higher percentage we had to find a common piece of the X with respect to which the exceptional females were homozygous. But as a matter of fact there are instances in which

no such common piece exists in which however we have a percentage which is much higher than the ordinary low percentage even if we pay regard to the error of sampling. Thus in the cultures recorded in table 11 the exceptional females are homozygous for a piece of the \bar{X} which lies to the right of cut but in table 15 they are homozygous for a fragment lying to the left of cut. From the first of these tables we find, however, the percentage 15.58 ± 1.01 and from the second the percentage 8.02 ± 0.80 . Likewise in table 13 the exceptional females are homozygous with respect to a piece of \bar{X} which has its left hand end to the right of vermilion and in table 16 the part of \bar{X} has its right hand end to the left of vermilion but in the first of these tables the percentage of exceptions is 13.28 ± 1.68 and in the second one the percentage is 9.51 ± 0.90 .

It seems thus that there probably can not be any genes in the \bar{X} which are responsible for the high percentage of exceptions in the eosin line of high non-disjunction. Of course, however, since in the experiments I have not made use of any genes to the left of scute or to the right of forked it *may* have happened that in all the cases I had merely got flies homozygous for pieces of \bar{X} lying to the left of scute or to the right of forked. But this is something so improbable that I think we may neglect this possibility. But even if it were so, we have not explained the great variability of the exception percentage arrived at in the experiments of the foregoing chapter.

Indeed if we arrange the different percentages of exceptions from the cultures where the exceptional females have been homozygous for various parts of the \bar{X} 's in order of their magnitude then we have a series beginning with 6.93 ± 0.75 (table 8) and ending with 15.58 ± 1.01 (table 11). But how is this to be explained? There is really one explanation which fits the figures fairly well, but I wish from the beginning to point out that this explanation must be looked upon only as an alternative one until data are available to a greater extent.

The explanation is as follows, there are no genes which are responsible for the different percentages of exceptions, but it is the length of the part of the \bar{X} *per se* with respect to which the exceptional females are homozygous which regulates the percentage of exceptions, in such a way that when this part is long then the percentage is high and when this part is short then we have a low percentage of exceptions.

When I started the experiments I believed that there should be genes in the \bar{X} responsible for the high percentages and by this process of fragmenting the \bar{X} and then uniting the different parts I expected

to find only the ordinary low percentage (4,3 %) and the ordinary high percentage (about 22 %). As furthermore it seemed not to be of any special interest to have a precise location of these supposed genes I did not consider the fact that in some cultures I had a badly determined endpoint in the piece of the \bar{X} chosen (i. e. that lying between tan and forked). It is therefore in a number of cases only possible to say that the length of the pieces of the \bar{X} with respect to which the exceptional females are homozygous has a value lying between two widely differing limits. In other cases the difference between these limits is much smaller. Such are for instance the cases from tables 11—16. And from this we may see at once that there really exists some sort of correlation between the length of the \bar{X} and the percentage of exceptions.

In order to analyze the results in more detail let us begin with the following considerations. In both the tables 11 and 12 the left limit of the \bar{X} part lies between cut and vermilion and the right limit lies to the right of forked and probably coincides with the right hand end of the whole chromosome. The difference between the two percentages from these tables is not less than 4,94 %, but the mean error of this difference is on the other hand as large as 1,7 % and three times this error makes 5,1. We may therefore believe that the percentage from tables 11 and 12 belong to the same category and if we thus add the figures from 11 and 12 we have a total of 1794 with the percentage of exceptions $14,16 \pm 0,82$ as is mentioned at the bottom of table 12.

If any mathematical relation exists between the percentage of exceptions (which may be called y) and the length of the piece of \bar{X} (which may be called z) with respect to which the exceptional females are homozygous, it is to be believed that this relation is of a very complicated kind. But as is usual in mathematics complicated relationships may often as a first approximation be given in a simple form for instance as a linear equation. Let us therefore suppose as this first approximation of the relation between y and z that $y = a + kz$. Since we have found that flies not homozygous for any part of \bar{X} give the low percentage it follows that when $z = 0$ we shall have $y = 4,3$. Thus $a = 4,3$.

Of the other experiments there are two in which we have a rather good determination of the endpoints of the parts of \bar{X} used, viz. the experiments from tables 14 and 16. It is therefore convenient to use these experiments for the determination of k . In table 14 the endpoints of the part of \bar{X} lie, the first between eosin and echinus and the second between vermilion and garnet. The minimum length of the part of

\bar{X} used is thus $33 - 5,5$ units or $27,5$ units and the maximum length is $44,4 - 1,5$ or $42,9$ units. For the case of simplicity we may approximate the percentage from table 14 as $10,3\%$ (which of course is allowable since the mean error is $0,56\%$). We have thus the following two equations for the determination of the limits of k :

$$10,3 = 4,3 + 27,5k \text{ or } k = 0,22$$

and

$$10,3 = 4,3 + 42,9k \text{ or } k = 0,14.$$

From table 16 we likewise find that since the endpoints of X lie between scute and eosin and between cut and vermilion the minimum length is $18,5$ units and the maximum is 33 units. If also here for the case of simplicity we approximate the percentage as $9,3\%$ (which is justifiable since the mean error is $0,90$) we have the following equations for the determination of the limits of k

$$9,3 = 4,3 + 18,5k \text{ or } k = 0,27$$

and

$$9,3 = 4,3 + 33k \text{ or } k = 0,15.$$

In the first case the mean value for k is $0,18$ and in the second case it is $0,21$. The mean from both cases is thus $k = 0,195$ or in order to have a simpler value we may take $k = 0,2$. We have thus finally found the relation between the percentage of exceptions and the length of the part of the \bar{X} with respect to which the exceptional females are homozygous to be of the form

$$y = 4,3 + 0,2z.$$

Let us now see how this equation fits the figures from the different tables. That it fits the tables 14 and 16 is immediately clear since we have derived the value $k = 0,2$ from these tables.

In the tables 7, 8 and 9 we had the badly located right endpoint of the part of the X of which we know only that it lies between tan and forked. It is thus almost certain that our equation here must fit the figures. In tables 7 and 8 the left hand end of the part of the \bar{X} lies between echinus and cut and the minimum and maximum length's of the part of the \bar{X} is thus in both these cases $7,5$ and 51 units respectively. In table 7 the percentage is $9,3$ giving with the aid of our equation a length of 25 units for the piece of the \bar{X} and in table 8 the percentage is $6,9$ giving a length of 13 units. In table 9 the left hand end of the part of the \bar{X} used lies between scute and eosin and hence the minimum and maximum lengths of the \bar{X} are here $26,0$ and $56,5$. As the percentage in table 9 is $12,8$ we find the length for the part of the X used to be $42,5$.

In the experiments recorded in the tables 11, 12, 13 and 15 we have much more clearly defined endpoints of the part of the \bar{X} . In table 15 we have the percentage 8,0 from which we find that the length of the part of the \bar{X} is 18,5 units and that suits the experiment very well since one of the limits of the \bar{X} lies between scute and eosin and the other between echinus and cut and hence the minimum and maximum length's of the part of the \bar{X} used are 4,0 and 20,0 units.

Concerning the experiments from tables 11, 12 and 13 the right end of the part of the \bar{X} used lies to the right of forked and more probably it coincides with the right hand end of the whole chromosome. From tables 11 and 12 (when taken together) we have the percentage 14,2 which gives us the length of the \bar{X} as 49,5 units. In table 13 we have the percentage 13,3 from which the length 45 units of the \bar{X} is found.

If we thus suppose that the right end of the part of the \bar{X} used in these last mentioned tables coincides with the right endpoint of the whole chromosome and if we furthermore suppose that in tables 11 and 12 the left end of the part of the \bar{X} lies just at the middle of the loci for cut and vermilion or at 26,5 and that likewise in the experiment of table 13 the left endpoint of the part of \bar{X} used lies just at the midpoint between vermilion and garnet or at 38,7 then we find the following two values for the total length of the \bar{X} -chromosome as counted from the locus of scute:

Total length of the \bar{X} -chromosome calculated from the data of tables 11 and 12 : 76,0 units.

Total length of the \bar{X} -chromosome calculated from the data of table 13 : 85,7 units.

Let us now finally consider the figures from the tables 1, 2, 3 and 4. There we have a percentage of 22,3 but as only table 1 shows a percentage higher than this value and all the three other tables a percentage lying below it, it seems to be more correct to use the percentage from table 2, viz. 21,4 % (of the four tables 1—4 the table 2 has also the lowest mean error). But the experiments of these tables concerned high non-disjunctional females i. e. the exceptional females here were homozygous for the whole \bar{X} . Thus also from these experiments it is possible to calculate the length of the whole \bar{X} -chromosome. The equation for this calculation is $21,4 = 4,3 + 0,2z$ or: *The length of the \bar{X} -chromosome as calculated from experiments with high non-disjunction : 85,5 units.*

We have thus by means of the equation for the correlation

between the length of the used part of the X and the percentage of exceptions calculated three different values for the whole length of the X -chromosome viz. 76,0, 85,5 and 85,7 units. Now — so far as I am aware — the whole known length of the X -chromosome is about 71 units and if we remember that all the calculations are only approximate and that the length of the X -chromosome *may* be longer than the part of it that we know to day then it must be said that the calculated values agree very well with the value 71.

Here it may be the place to make a short summary of the reasons for the supposition that it is the length of the part of the \bar{X} with respect to which the exceptional females are homozygous which determines the percentage of exceptions:

1. Data are secured which show that XXY -females homozygous for the whole \bar{X} produce the high percentage (about 22 %) of exceptions and which indicates that neither the autosomes nor the Y -chromosomes have any influence upon this percentage.

2. XXY -females being homozygous with respect to different parts of the \bar{X} produce percentages of exceptions all lying between the ordinary low percentage (4,3 %) and the high percentage of the eosin line (about 22 %).

3. In a number of different experiments XXY -females which have been homozygous for parts of the \bar{X} having no points in common have produced percentages of exceptions which coincide neither with the ordinary low percentage (4,3 %) nor with the high percentage (about 22 %) even if we consider the error of sampling. This makes the possibility of sex-linked genes for the percentage of exceptions at least highly improbable since it has been concluded from other experiments that if such genes existed they should have been recessive.

4. XXY -females which are homozygous with respect to a longer piece of the \bar{X} produce really a higher percent of exceptions than do XXY -females which are homozygous for a shorter piece of the \bar{X} .

5. The approximate relation $y = 4,3 + 0,2z$ between the percent of exceptions (y) and the length (z) of the part of \bar{X} with respect to which the XXY -females are homozygous fits all the experiments very well.

6. The total length of the X -chromosome calculated by means of this relation is in good agreement with the known length of this chromosome.

It must be pointed out that the essential point is not that there is

a relation of the type $y = 4,3 + 0,2z$ but that there is some relation between y and z such as to make them increase at the same time.

Taking it thus as granted that the above explanation of the different percentages of exceptions is the correct one there is an inference which is absolutely necessary to make. In the original \bar{X} -chromosomes lie the already known factors for eosin and forked and there have afterwards occurred new mutations (of lethal nature). The \bar{X} -chromosome behaves with respect to crossingover as do other X :s since it crosses over to the same extent as do ordinary X :s, (see BONNIER 1922, where figures are given for different percentages of crossing over in \bar{X}). We have therefore no right to believe that the genes in the \bar{X} are of another kind

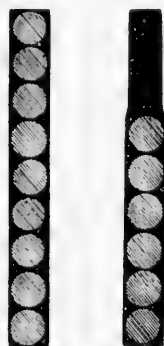


Fig. 1. Scheme of chromosomes from the standpoint of a genebasis. A Normal chromosome, B Deficient chromosome.

than in the ordinary X , but that in addition to the genes eosin forked and some lethals the \bar{X} :s are loaded with the ordinary normal allelomorphs. As, however, the \bar{X} -chromosome in the respect of producing exceptions behaves differently than do other X -chromosomes it must necessarily be concluded that the difference between the X :s and other X :s is a difference with regard to something other than the genes. And since the different parts of the X when of equal length seem to have the same influence upon the percentage of exceptions it follows that this »something» must be distributed all over the whole chromosome. Then the necessary inference is: *the chromosomes consist not only of the genes but of something else which extends from end to end of the chromosomes and in which the genes are so to say embedded.* I think that the word *genebasis* may be a suitable name for this new component of the chromosomes.

If we want to have a diagram of the chromosomes we have not to draw this diagram in the ordinary way as a chain of beads, but as a rod in which beads are embedded (fig. 1 A). The rod itself is then the genebasis and the beads are the genes.

There are of course a number of consequences following from this supposition of a genebasis but I confine myself to pointing out only one of them. This concerns the problem of deficiency as studied by BRIDGES (1917) and MOHR (1919). The deficiency consists in that the consecutive genes of a part of the chromosome are »inactivated» or »lost». I think that the workers on deficiency agree in the assumption that there is a real physical loss. But if there is a loss this loss may as well be a loss of the genes only but not a loss of the genebasis. Then

it would be impossible by a cytological examination to detect such a loss. If, however, the genes constitute a kind of skeleton within the genebasis then a cytological examination of the deficiency would result in that the chromosome should be narrower in the deficient region but that the chromosome would not be shortened (Fig. 1 B). That is, however, just what MOUR has found in a very carefully made cytological examination of the Notch₈ — deficiency case. (His paper is now in press).

I wish once again to point out that although there are a very great number of facts which point in such a direction as to prove the correctness of the assumption that it is the length of the \bar{X} which determines the percentage of exceptions, this assumption must be looked at as an alternative one until data to a greater extent are available. I have therefore started a new set of experiments in which the crosses are made in such a way as to avoid so many sources of errors as possible and where special regard will be paid to the alternative explanation of the data that there is a complicated interaction between many different genes for the percentage of exceptions.

IV. MUTATIONS AND ABERRATIONS.

As was to be expected there have during the experiment occurred several mutations but most of them have until yet not been located. Some lethals have been described in other papers (BOIXIER 1922 and

TABLE 17.

A wild type daughter from 671 table 16 was mated to a Bar male and produced a yellow daughter. This yellow female was mated to a wild male from stock and her offspring was:

Culture Number	females		males						
	+	y	y	yvgf	yv	ygf	yvg	yf	+
745	94	16	42	39	3	3	3	5	16

1923) and the list here below contains only mutations and aberrations of a greater interest.

Equational non-disjunction. From culture 671 (table 16) 6 wild type regular daughters were taken and mated to Bar males from stock. Of these six crosses, five were without any interest. In one, however,

(culture 729) there occurred a yellow female. Since her mother had the constitution $\frac{s_c \ w^e \ v \ g \ f}{y}$ and the father was a Bar male the only explanation seemed to be that she was an equational exception in the sense of BRIDGES (1916 p. 120). She was crossed to a wild male (culture 745) from stock and she had really, as table 17 shows, inherited the genes vermilion garnet and forked, i. e. she was an exceptional female which carried one non-crossover X and one crossover X (crossingover between eosin and vermilion). A yellow female from 745 (table 17) was crossed to a miniature garnet male from stock and the

TABLE 18.
Excerpt from table 5.

Culture Number	female offspring												
	+	$s_c e_c f$	s_c	$e_c f$	$s_c e_c$	f	v	$s_c e_c v f$	s_c	$e_c f v$	$s_c e_c v$	$f v$	$e_c v$
443	31	4	3	0	6	9	3	18	0	0	7	10	1
446	36	13	4	2	23	18	3	15	1	3	9	6	0
Total	67	17	7	2	29	27	6	33	1	3	16	16	1

output was: 98 regular females, 78 regular males, 8 exceptional females, and 3 exceptional males.

Cut deficiency? The mother in the culture-bottle 445 (table 5) was an XXY-female of the constitution $\frac{s_c \ e_c \ c_t \ v \ g \ f}{w^e \ l \ l_r}$ and she was as mentioned crossed to a scute broad echinus ruby tan forked male. Among her 156 daughters there was one who was a scute echinus cut female. There exist different possibilities to explain this. a) The egg from which she originated may have been fertilized by a sperm which through mutation carried the gene cut. b) She may have been an equational non-disjunction which carried one non-crossover X and one X which was a crossover between cut and vermilion. c) The sperm which fertilized the egg from which she originated may have been deficient for the region of cut. Unfortunately she did not produce any offspring whatever. But the mere fact that she showed herself to be sterile is an indication that there was a deficiency since it is known from other cases of deficiency that the females are of a more or less pronounced sterility.

Vermilion re-mutation. Among the female offspring from the cultures 443 and 446 (table 5) there occurred a great number which were

of vermilion eye-color. Thus in 443 there were 53 not-vermilions and 39 vermilions and in 446 there were 96 not-vermilions and 37 vermilions. The most probable explanation is that vermilion had re-mutated in the 6-pl stock since from crosses made later it was clear that the new vermilion was inherited like the old one and since the different crossover classes (as seen in table 18) were those which were to be expected. The great excess of the not-vermilion class may be explained from the fact that in the crosses from table 5 there were taken more than one male. If the males really carried vermilion in addition to ruby this should of course have been detected if they had been examined but may also have been overlooked when taking them from stock.

Mutation from lethal to not-lethal. The mother of culture 636 (table 3) had the X-chromosome of the eosin line and carried thus in one of them the lethals l_l and l_r . She produced 47 daughters and 23 sons. One of her regular daughters was the mother of culture 674 (table 15). From a priori grounds it was equally possible that she had inherited none of the lethals, one of them or both the lethals. As she produced 114 regular daughters and only 58 regular sons it is clear that she carried at least one of the lethals (No classification of regular males was made and it is therefore impossible to say which of the lethals it was that she carried). As a consequence one of her exceptional daughters (culture 711, table 15) produced 71 regular daughters and 39 regular sons and one of the exceptional daughters from this culture again produced 106 regular daughters and 59 regular males (738, table 15). In all these cases there occurred thus the sex-ratio $2 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$ among the regular offspring, indicating that there were some sex-linked lethals present. However, in the cultures 712 and 737 (table 15) where the mothers as in culture 711 were exceptional daughters from 674 (table 15) the regular offspring were 91 daughters 68 sons and 61 daughters 49 sons respectively or the sex-ratios $1.3 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$ and $1.2 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$. From culture 712 it is furthermore known that there really occurred at least one male which of the mutant genes only showed eosin. (This male was kept for other purposes). As now the loci for l_l and l_r are 7.5 and 16.4 respectively it is highly improbable that an eosin male could have occurred if any one of these lethals had been present in the mother of culture 712. From this culture 712 there was furthermore taken an exceptional daughter (culture 746, table 15) and she produced 110 regular daughters and 84 regular sons (sex-ratio $1.3 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$). Here again no classification of the

different regular males was made, it is true, but it was noted that there occurred a number of eosin, scute eosin, eosin forked and eosin vermilion garnet forked males which clearly shows that no one of the



Fig. 2. A meristic variant.

lethals l_l and l_r was at this time present in these cultures. Thus there must have been a mutation from one of the lethals l_l or l_r to not-lethal. If we, however, add the number of regular offspring from cultures 712, 737 and 746 (table 15) we have 262 regular females and 201 regular males i. e. the sex-ratio $1.3 \text{ } \text{♀} : 1 \text{ } \text{♂}$ which also may be written $76.9 \text{ } \text{♂} : 100 \text{ } \text{♀}$. But since according to WARREN (1918) there ordinarily occur $95 \text{ } \text{♂} : 100 \text{ } \text{♀}$ it is seen that though no lethals can have been present in cultures 712, 737 and 746 it is very probable that the mutation from lethal to not-lethal is not a real reverse mutation to the normal allelomorph but to another allelomorph which does not kill the males which carry it, but which lowers their viability.

A meristic variant. The eosin male from culture 712 just spoken of had rather peculiar characteristics and the interest of this individual was more of a general biologic than of a mere genetic kind (fig. 2). On one side he carried namely a quite normal wing and a normal balancer. On the other side, however, the wing was cut off just at the base, but the halther had grown out to a wing of normal size, normal venation and with all characters typical for the wings of *Drosophila melanogaster*. He died within the first day and produced no offspring but is now kept in alcohol.

V. SUMMARY.

1. This paper deals with different percentages of exceptions in various lines of non-disjunction in *Drosophila melanogaster*.

2. The normal percentage of exceptions is 4,3 but in the so-called »eosin line of high non-disjunction» this percentage is about 22,0.

3. It is shown that XXY-females homozygous for the X-chromosomes from the eosin line always produce the high percentage whereas XXY-females heterozygous for all the chromosomes from the eosin line produce the low percentage. From this fact it is also concluded that the production of a high percentage of exceptions is not dependent on a cytoplasmic »factor» only inherited from the females.

4. The method which has been used for the study of the genetical basis of these different percentages of exceptions consists in the separation of the X-chromosomes from the eosin line and in making up new XXY-females which are homozygous for different parts of these X:s.

5. In this way a number of percentages are found which all lie between the ordinary low percentage and the high percentage typical to the eosin line.

6. It has not been possible to find any genes responsible for all the various percentages which have been found, but the data indicate that the longer the part of the X-chromosomes from the eosin line is, with respect to which the XXY-females are homozygous, the higher is the percentage of exceptions among their offspring and the shorter this part is, the lower is the percentage of exceptions.

7. From this it is concluded that the *most probable* explanation is that it is the length *per se* of the part of the \bar{X} :s (\bar{X} = X-chromosome from the eosin line) with respect to which the XXY-females are homozygous which determines the percentage of exceptions. (Cf. the partial summary at p. 103).

8. Denoting by y the percentage of exceptions and by z the length of the part of the \bar{X} with respect to which the XXY-females are homozygous it is shown that the approximate relation $y = 4,3 + 0,2 z$ fits the experimental data fairly well. With the aid of this relation the following three values for the total length of the X-chromosome are found from different experiments: 76,0, 85,5 and 85,7 units.

9. It has been pointed out that this explanation is to be looked upon as only an alternative one, the other alternative being a complicated interaction of a number of different genes for the percentage of exceptions, and that in order to decide which of the explanations is the correct one it is necessary to make a more detailed study of the problem.

10. If however it is correct that it is the length of the part of the \bar{X} as such, with respect to which the XXY-females are homozygous

which determines the percentage of exceptions, then the necessary conclusion is drawn that the chromosomes consist not only of the genes but also of something else extending from end to end of the chromosomes. This something has been called the genebasis.

11. An application is made of the supposition of a genebasis to the phenomenon of deficiency.

12. The following mutations and aberrations are described: a case of equational non-disjunction, a probable case of cut-deficiency, a case of vermilion re-mutation, a case of mutation from lethal to not-lethal, a case of a meristic variant in which one of the balancers had grown out to a normal wing.

LITERATURE CITED.

1. BONNIER, G. 1922. Double sex-linked lethals in *Drosophila melanogaster*. Acta Zoologica III.
 2. — 1923. On different sex-ratios in *Drosophila melanogaster*. Zeitschrift f. Ind. Abst. u. Vererb. 32.
 3. BRIDGES, C. B. 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics 1.
 4. — 1917. Deficiency. Genetics 2.
 5. MOHR, O. L. 1919. Character changes caused by mutation of an entire region of a chromosome in *Drosophila*. Genetics 4.
 6. WARREN, D. C. 1918. The effect of selection upon the sex-ratio in *Drosophila ampelophila*. Biol. Bull. 34.
-

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER SPELTOIDMUTATIONEN DES WEIZENS

I. UNTERSUCHUNGEN ÜBER EINE SPELTOIDFORM AUS SCHWEDISCHEM SAMMETWEIZEN

VON A. ÅKERMAN

SCHWEDISCHER SAATZUCHTVEREIN, SVALÖF

WÄHREND der letzten Jahre sind von NILSSON-EHLE (1917, 1920, 1921), LINDHARD (1922) und einigen anderen Forschern sehr interessante und wertvolle Untersuchungen über gewisse *Triticum Spelta* ähnliche Mutanten, Speltoide, veröffentlicht worden, die bei verschiedenen Formen vom gewöhnlichen Kolbenweizen auftreten, und die durch ihre komplizierte Vererbung unter den Genetikern sicher schon allgemein bekannt sind. Solche Speltoide sind von mir in meinem Züchtungsmaterial in Svalöf seit 1916, wo ich die Weizen- und Haferabteilung hier nach NILSSON-EHLE übernahm, mehrmals angetroffen worden sowohl bei alten Pedigreesorten als auch bei Landsorten und Kreuzungsdendenten. Während der ersten drei Jahre wurden die meisten dieser Speltoide ausgesät und studiert. Das konnte selbstverständlich aber nicht lange gehen, denn das Material wurde bald zu umfangreich, und nunmehr habe ich mich auf eine geringe Anzahl verschiedener Typen konzentriert. Einige von diesen zeigen sehr komplizierte Erbliehkeitsverhältnisse, und es dauert noch ein paar Jahre, bis ich die Untersuchungen darüber abgeschlossen habe. Dagegen bin ich mit einigen anderen Speltoiden, die weniger komplizierte Vererbung gezeigt haben, jetzt so weit gekommen, dass ich meine Studien darüber veröffentlichen kann.

Die Ursprungspflanze der hier behandelten Speltoidform wurde von mir im Sommer 1916 in einem Feld mit Sammetweizen auf Ultuna in der Gegend von Uppsala angetroffen. Auf dem Gut der Landwirtschaftlichen Hochschule wird ein durch Massenauslese reingezüchteter Stamm von dieser alten Landsorte seit langer Zeit gebaut. Die fragliche Pflanze unterschied sich von den übrigen normalen Pflanzen sehr deutlich durch ihren längeren Wuchs und ihre langen, schmalen Ähren. Ausserdem schlossen die Hüllspelzen sehr fest



Fig. 1. Speltoid aus schwedischem Sammetweizen. *a* Normaltypus, *b* Heterozygote, *c* Begranntes Speltoid.

und waren merkbar kürzer als bei normalen Pflanzen. Von der Pflanze wurden nur 44 Körner erhalten, die alle im Herbst ausgesät wurden. Infolge verspäteten Aussäens und sehr ungünstiger Witterungsverhältnisse im Winter kamen nur 14 Pflanzen durch. Von

diesen waren nur vier mit der Ursprungspflanze identisch, während neun von gewöhnlichem Sammetweizentypus waren. Ausserdem wurde eine kleine, schwache Pflanze mit sehr lockeren, begrannnten Ähren erhalten, bei welcher die charakteristischen Merkmale der Speltoide in Bezug auf Spelzenanschluss und Ausbildung der Hüllspelzen

TABELLE 1.

Vererbungsverhältnisse bei einer Speltoidheterozygote aus Schwedischem Sammetweizen.

Herkunft	Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Anzahl geernteter Pflanzen			
			Normaltypus	Unbegrannnte Speltoidheterozygote	Begrannntes Speltoid	Summe
Sammetweizen aus Ultuna	Speltoidheterozygote	1917—839	9	4	1	14
1917—839	Begrannntes Speltoid	1918—918 ₅	—	—	3	3
» »	Normaltypus	1918—918 ₁	35	—	—	35
» »	»	» » ₂	30	—	—	30
» »	»	» » ₈	31	—	—	31
» »	»	» » ₉	51	—	—	51
» »	»	» » ₁₀	12	—	—	12
	Summe	—	159	—	—	159
» »	Unbegr. Speltoidheteroz.	1918—918 ₃	10	9	1	20
» »	»	» » ₄	3	8	1	12
» »	»	» » ₆	7	6	1	14
» »	»	» » ₇	2	7	1	10
	Summe	—	22	30	4	56
	Verhältniszahlen pro 4	—	1,57	2,14	0,29	—

noch deutlicher hervortraten. Der grösste Teil der Ernte von 1917 wurde im Herbst dieses Jahres wieder ausgesät. Die Pflanzen überwinterten auch diesmal ziemlich schlecht. In der Nachkommenschaft von 5 Normalpflanzen wurden, wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, nur Pflanzen erhalten, die diesem Typus angehörten. Die Nachkommenschaft der Heterozygoten zeigte dagegen wieder Spaltung in Normale, Heterozygoten und begrannnte Speltoide, zusammen für vier solche Nachkommenschaften im Zahlenverhältnis 22 : 30 : 4 oder, pro 4 ausgerech-

net, $1,57 : 2,14 : 0,29$. Von den wenigen Körnern aus der begrannnten Speltoidpflanze, die mir dieses Jahr zur Verfügung standen, wurden nur drei begrannnte Speltoide erhalten, die in Bezug auf kennzeichnende Merkmale mit der Mutterpflanze identisch waren. Die ursprünglich angetroffene Pflanze war also ohne Zweifel eine Speltoidheterozygote, die, wie die von NILSSON-EHLE im Jahre 1917 beschriebenen Speltoide aus Panzerweizen und Fylgiaweizen, Spaltung in Normaltypus, unbegrannnte Speltoidheterozygote und begrannntes Speltoid zeigte. Ebenso wie bei den Speltoidreihen von NILSSON-EHLE kommt auch hier eine bedeutende Abweichung vom Zahlenverhältnis $1 : 2 : 1$ vor. Um diese Abweichung durch ein grösseres Zahlenmaterial genau feststellen zu können, wurde die Untersuchung fortgesetzt. Ehe ich über die Resultate dieser Untersuchungen berichte, möchte ich aber zuerst die Speltoidform näher beschreiben.

Sowohl die Heterozygote als das begrannnte, homozygote Speltoid sind sehr charakteristisch und leicht von einander und von dem Normaltypus zu unterscheiden. Das Speltoid hat durchschnittlich bedeutend kürzere und dünnere Halme als der Normaltypus (Fig. 1), reift wenigstens eine Woche später, ist viel schwächer und hat überhaupt einen mehr wildgrasähnlichen Habitus. Die Heterozygote ist in Bezug auf Reifezeit intermediär. Ihre Halme sind durchschnittlich sogar etwas länger als beim Normaltypus. Um die Unterschiede in der Halmlänge zahlenmässig festzulegen, sind von dem Assistenten, Magister JOHAN LINDBERG einige Messungen ausgeführt worden an Material, das im Jahre 1921 geerntet wurde. Bei jedem Typus wurden die Halme von 50 Pflanzen gemessen. Die Halmlänge des Normaltypus war $940 \pm 8,4$ mm, und die der Heterozygote $999 \pm 9,0$ mm, während die Halme der Speltoidform nur eine Länge von $850 \pm 10,7$ mm hatten.

In Bezug auf die Ausbildung der Ähre sind sehr grosse Unterschiede vorhanden. Ebenso wie bei den Speltoiden, die NILSSON-EHLE und LINDHARD beschrieben haben, sind auch hier die Ähren der Heterozygote länger und lockerer gebaut als beim Normaltypus. Die Ährendichtigkeit wurde auch von Herrn LINDBERG in derselben Weise festgestellt wie bei LINDHARD (1922, S. 3), nämlich durch Messung der Länge der obersten 10 Internodien der Ähren von 50 normal ausgebildeten Pflanzen. Die durchschnittliche Ährendichtigkeit betrug, in Millimetern angegeben, für den Normaltypus $42 \pm 0,37$, für die Heterozygote $50 \pm 0,60$ und für das homozygote Speltoid $57 \pm 0,50$.

Sehr auffällige Unterschiede zwischen den Typen sind auch in Bezug auf die Ausbildung der Hüllspelzen vorhanden (Fig 2). Beim

Normaltypus sind sie oben etwas zugespitzt und mit verhältnismässig langen, nach aussen gerichteten Haaren versehen. Sie sitzen so lose, dass sie mit dem Finger sehr leicht von den Deckspelzen getrennt werden können. Ausserdem treten die Nerven der Hüllspelzen beim Normaltypus nur in den oberen Teilen als grüne Streifen hervor. Bei der Heterozygote sind die Hüllspelzen im Verhältnis zu den Deckspelzen merkbar kürzer als normal und oben quer abgestutzt. Die Haare sind kürzer und nach oben gerichtet. Der Spelzenanschluss ist ferner viel fester als beim Normaltypus, und die Heterozygote erinnert in dieser Hinsicht mehr an das Begrannspeltoide, bei dem die Hüllspelzen fast ebenso fest sitzen, wie beim echten Spelz. Die Hüllspelzen der Heterozygote sind bis zu ihrer Basis gleichmässig grüngestreift wie die der Speltoidform. Die Haare der Speltoidform sind sehr kurz, stark zugedrückt und nach oben gerichtet.

Ihre Körner sind bedeutend kleiner und glasiger als die des Normaltypus. Die Heterozygote nimmt auch in dieser Hinsicht eine Zwischenstellung ein. Das 1000-Korngewicht war im Jahre 1921 für den Normaltypus $41,4 \pm 0,31$ Gramm, für die Heterozygote $36,4 \pm 0,30$ und für das begrannete Speltoid $30,5 \pm 0,42$. In gewissen Jahren, z. B.



Fig. 2. Deckspelzen von a Begranntes Speltoid, b Speltoidheterozygote, c Normaltypus.

1921, habe ich ausserdem feststellen können, dass die Ähren der Heterozygote und der Speltoidform brüchiger sind als die des Normaltypus, in welcher Hinsicht sie also auch an *Triticum Spelta* erinnern.

Gehen wir nun wieder zu den Erblchkeitsversuchen über. Um die Konstanz des Normaltypus zu studieren, wurden im Jahre 1918 einige Ähren davon isoliert und die Körner, die dabei erhalten wurden, im Herbst desselben Jahres ausgesät. Insgesamt erhielt ich davon 233 Pflanzen, die alle dem Normaltypus angehörten. Ausserdem wurden 12 Nachkommenschaften von nicht isolierten Normaltypen gezogen, die zusammen 456 Pflanzen von diesem Typus ergaben. Während der folgenden Jahre sind weitere 35 Nachkommenschaften von Normalpflanzen aufgezogen worden, die jedoch aus nicht isolierten Ähren stammten. Davon wurden 1138 Pflanzen erhalten, die alle, mit Ausnahme von zwei Heterozygoten, Normaltypen waren. Bis jetzt sind also zusammen 1735 Normale und zwei Speltoidheterozygoten in den Nach-

TABELLE 2.
Unbegrannte Speltoidheterozygoten.

Herkunft	Jahr und Nummer	Anzahl geernteter Pflanzen			
		Normal- typus	Unbe- grannnte Speltoid- hetero- zygote	Be- grannnte Speltoid	Summe
1919—918 ⁷ a is	1919—930 ³	6	8	1	15
» » »	» » 4	18	20	3	41
» » 6 a is	» » 7	14	18	0	32
» » »	» » 8	17	25	4	46
» » 3 a is	» » 11	7	5	1	13
» » »	» » 12	5	2	0	7
	Summe	67	78	9	154
1918—918 ³ b	1919—931 ²	12	12	1	25
» » c	» » 3	12	9	0	21
» » d	» » 4	15	16	1	32
» » e	» » 5	20	20	1	41
» » f	» » 6	13	18	0	31
» » g	» » 7	21	21	3	45
» » h	» » 8	24	23	0	47
» » i	» » 9	7	5	0	12
» » j	» » 10	1	4	0	5
	Summe	125	128	6	259
Summe (sämtl. Parz. 1919)		192	206	15	413
Verhältniszahlen pro 4		1,86	2,00	0,14	—
1919—930 ³	1920—923 ^{1 1}	(22)	(44)	(0)	(66)
» »	» » 2	32	29	3	64
» »	» » 3	34	55	6	95
» »	» 919 ¹³	2	10	0	12
» »	» » 15	3	1	0	4
» »	» » 17	0	2	0	2
» » 7	» 923 ⁴	41	36	8	85
» »	» » 5	38	35	6	79
» »	» » 8	68	89	13	170
» »	» » 9	103	137	15	255
» »	» » 10	86	107	11	204
» »	» 919 ³⁷	9	9	2	20
» »	» » 39	16	20	6	42
» »	» » 45	14	9	1	24
» »	» » 47	4	6	0	10

¹ Im Durchschnitt nicht mitgerechnet.

Herkunft	Jahr und Nummer	Anzahl geernteter Pflanzen			
		Normal-typus	Unbe-grannte Speltoid-hetero-zygote	Be-granntes Speltoid	Summe
1919—931 ²	1920—923 ¹⁴	20	22	1	43
» »	» » ¹⁵	5	11	0	16
» » ³	» » ¹⁷	14	15	2	31
» » ⁴	» » ¹⁸	38	27	6	71
» »	» » ¹⁹	20	20	2	42
» » ⁵	» » ²¹ ¹	(6)	(30)	(0)	(36)
» » ⁶	» » ²²	8	7	3	18
» » ⁷	» » ²⁴	4	8	0	12
Summe (sämtl. Parz. 1920)		559	655	85	1299
Verhältniszahlen pro 4		1,72	2,01	0,27	—
1920—923 ³	1921—921 ³	40	41	4	85
» »	» » ⁵	12	12	1	25
» »	» » ⁸	39	37	4	80
» »	» » ¹¹	14	19	1	34
» »	» » ¹⁴	10	16	2	28
» » ⁴	» » ¹⁷	17	18	2	37
» »	» » ²⁰	18	19	0	37
» »	» » ²³	22	22	8	52
» »	» » ²⁶	21	22	1	44
» »	» » ²⁹	15	29	2	46
» » ⁸	» ⁹¹⁹ ³	24	40	6	70
» »	» » ⁶	17	20	2	39
» »	» » ⁹	23	25	1	49
» »	» » ¹²	18	28	3	49
» »	» » ¹⁵ ¹	(4)	(21)	(1)	(26)
» » ¹⁴	» » ¹⁸	9	13	2	24
» »	» » ²¹	12	17	4	33
» » ¹⁵	» » ²⁶	12	27	1	40
» »	» » ²⁹	14	26	5	45
Summe (sämtl. Parz. 1921)		337	431	49	817
Verhältniszahlen pro 4		1,65	2,11	0,24	—
1921—919 ⁶	1922—917 ⁴	12	17	1	30
» »	» » ⁵	5	3	2	10
» »	» » ⁶	7	6	0	13
» »	» » ⁷	15	16	0	31
» » ⁹	» » ¹¹	6	11	0	17

¹ Im Durchschnitt nicht mitgerechnet.

Herkunft	Jahr und Nummer	Anzahl geernteter Pflanzen			
		Normaltypus	Unbegrante Speltoidheterozygote	Begrantes Speltoid	Summe
1921—919 ⁹	1922—917 ¹²	18	8	1	27
» »	» » ¹³	14	11	1	26
» »	» » ¹⁴	4	6	0	10
» » ¹²	» » ²²	15	13	2	30
» »	» » ²³	5	11	1	17
» »	» » ²⁴	15	14	0	29
» »	» » ²⁵	13	17	2	32
» »	» » ²⁶	26	11	3	40
Summe (sämtl. Parz. 1922)		155	144	13	312
Verhältniszahlen pro 4		1,98	1,85	0,17	—

kommensschaften von Normaltypen entstanden. Die Heterozygoten müssen entweder Einnischungen sein, was mir jedoch ziemlich unwahrscheinlich erscheint, oder sie sind neue »Mutationen«. Eine dritte Möglichkeit wäre ja, dass sie durch spontane Kreuzung mit Speltoidpflanzen oder Heterozygoten entstanden sind. Das scheint mir aber unwahrscheinlich in anbetracht der reduzierten Befruchtungsfähigkeit des Speltoidpollens (vergl. unten).

Von der Speltoidform sind bis jetzt 24 Nachkommensschaften gezogen worden mit zusammen 615 Pflanzen: 593 begrante Speltoide und 22 unbegranten Speltoidheterozygoten, die letzteren ohne Zweifel durch spontane Kreuzungen mit dem Normaltypus entstanden (vergl. NILSSON-EHLE 1921 S. 29).

Die Spaltung, die in den Nachkommensschaften von Speltoidheterozygoten erhalten wurde, geht aus Tabelle 2 hervor. Im Jahre 1918 wurden einige Ähren von Heterozygoten isoliert. Diese sind in der Tabelle mit »is« bezeichnet. Alle übrigen Nachkommensschaften stammen aus Ähren, die frei abblühten. Was man bei dem Studium der Tabelle¹ zuerst bemerkt, ist, dass auch in diesen Generationen nur die vorher erwähnten drei Typen, Normaltypus, unbegrante Heterozygote und begrantes Speltoid, ausgespalten wurden. Die Spaltung ist

¹ Hinsichtlich dieser Tabelle ist zu bemerken, dass die Nummern der Parzellen nicht nach einander folgen, sondern dass mehrere übersprungen sind. Das beruht darauf, dass zwischen die Nachkommensschaften der Heterozygoten solche von Normaltypen oder Speltoiden eingeschaltet wurden.

also eine typische „Mutationsspaltung“ (vergl. NILSSON-EHLE 1920, S. 301), die von einer gewöhnlichen Spaltung nach Kreuzung zwischen verschiedenen Linien vollkommen verschieden ist. Dass die Spaltung hier so einfach verläuft, trotzdem die beiden homozygoten Typen sich in vieler Hinsicht von einander unterscheiden, lässt sich im Anschluss an die Untersuchungen NILSSON-EHLES und LINDHARDS am einfachsten dadurch erklären, dass der Speltoidfaktor mit dem Begrannungsfaktor und wahrscheinlich auch mit anderen Faktoren gekoppelt ist. Die Koppelung scheint hier sehr stark zu sein, denn es ist mir bis jetzt nicht in einem einzigen Falle gelungen z. B. einen begrannnten Normaltypus oder eine unbegrannte Speltoidhomozygote anzutreffen.

Auch in den folgenden Generationen wurde ein Übergewicht von Normaltypen konstatiert. Zwar ist die Zahl der Pflanzen der verschiedenen Nachkommenschaften oft klein und die Spaltungszahl darum weniger zuverlässig. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, dass die Abweichung von dem Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 nicht zufälliger Art ist, sondern eine bestimmte Ursache haben muss. Werden die Pflanzen aller Nachkommenschaften von Speltoidheterozygoten, die ich bis jetzt untersucht habe, (mit Ausnahme von 1920—923 N:o 1 und 21 und 1921—919 N:o 15, vergl. unten) zusammen genommen, so erhält man nämlich die folgenden Spaltungszahlen:

	Normal	Heterozygote	Speltoid
Gefundene Spaltungszahlen	1265	1466	166
Verhältniszahlen pro 4	1,75	2,02	0,23
Theoretische Zahlen	$1 \pm 0,032$	$2 \pm 0,037$	$1 \pm 0,032$
D/M _K	23,44	0,54	24,06

Die Abweichungen sind also für die Normalen und für die Speltoide mehr als 20 Mal so gross wie der mittlere Fehler.

Charakteristisch für diesen Spaltungstypus, der von NILSSON-EHLE (1920, S. 27) als A-typus bezeichnet wird, ist, dass die Anzahl der Heterozygoten gleich der Summe der beiden Homozygoten ist. Nach NILSSON-EHLE, der ähnliche Spaltungen bei mehreren Speltoidreihen beobachtet hat, sollte die Abweichung vom Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 nur durch die Elimination männlicher Speltoidgameten bei der Befruchtung verursacht werden, während in den sogenannten B- und C-Reihen auch Heterogamie vorkommt. Auch für dieses Speltoid kann diese Erklärung stichhaltig sein. Dass die Eizellen häufiger von normalen Pollenzellen als von denjenigen mit Speltoidcharakter befruchtet werden, geht nämlich sehr deutlich aus Kreuzungen, die im Jahre 1919 und 1920 aus-

TABELLE 3.

F_1 nach Kreuzungen Normaltypus ♀ × Speltoidheterozygote ♂ 1920 und 1921.

Herkunft der Elternpflanzen	Nummer	F_1		
		Normal- typus	Unbegr. Spelt.- heteroz.	
1919—930 3	1920—919 a	28	4	
» » 7	» » b	31	7	
» » 11	» » c	1	0	
» 931 2	» 921 a	5	1	
» » 3	» » b	1	0	
» » 4	» » c	5	2	
» » 6	» » d	3	0	
» » 7	» » e	4	0	
» » 8	» » f	3	0	
Summe		81	14	
Verhältniszahlen pro 2		1,71	0,29	$\frac{D}{M_K} = \frac{0,71}{0,103} = 6,9$
1920—923 6 × 3	1921—921 a	23	4	
» » 6 × 4	» » b	22	4	
Summe		45	8	
Verhältniszahlen pro 2		1,70	0,30	$\frac{D}{M_K} = \frac{0,70}{0,137} = 5,1$

TABELLE 4.

F_1 nach Kreuzungen Speltoidheterozygote ♀ × Normaltypus ♂ 1920.

Herkunft der Elternpflanzen	Nummer	F_1	
		Normal- typus	Unbegr. Spelt.- heteroz.
1919—930 3	1920—919 d	14	13
» » 7	» » e	7	6
» » 11	» » f	2	3
» 931	» 921 g	2	1
» »	» » h	0	2
Summe		25	25
Verhältniszahlen pro 2		1,00	1,00

geführt wurden, hervor (Tab. 3 und 4). Von Kreuzungen Normaltypus ♀ \times Heterozygote ♂ wurden 126 normale Pflanzen und nur 22 Speltoide erhalten. Nach dieser Spaltung zu urteilen sollte also das Verhältnis zwischen den normalen und speltoiden ♂-Gameten, die zur Befruchtung gelangen, 1,70 : 0,30 statt 1 : 1 sein. Die reziproke Kreuzung: Heterozygote ♀ \times Normal ♂ ergab dagegen genau so viele Normale wie Heterozygoten (25 : 25). Die verschiedenen weiblichen Gameten scheinen also in gleicher Anzahl zur Embryobildung zu kommen.

Es wurden im Jahre 1920 auch einige Kreuzungen zwischen Speltoide ♀ \times Heterozygote ♂ ausgeführt, die auch ein bedeutendes Übergewicht von Normalen zeigten (26 : 8). Doch war der Unterschied nicht so gross wie bei der Kreuzung Normal ♀ \times Heterozygote ♂, was vielleicht damit zusammenhängt, dass die Speltoide wegen des festeren Spelzenanschlusses schwieriger zu kastrieren sind als die Normalen.

Es muss in diesem Zusammenhang auch hervorgehoben werden, dass der Winter sowohl 1920 als 1921 sehr mild war, und dass die Speltoide dieser Jahre ebenso gut überwinterten wie die Normalpflanzen. Der Prozentsatz geernteter Pflanzen war z. B. im Jahre 1921 für die Normalpflanzen 57,5 und für die Speltoide 56,0. Das Zahlenverhältnis 1,7 : 0,3 muss darum als verhältnismässig zuverlässig angesehen werden. Bei einer Repräsentation der verschiedenen männlichen Gameten im Verhältnis 1,7 : 0,3 erhält man ja, wenn die weiblichen im Verhältnis 1 : 1 vorkommen, wie aus dem Schema hervorgeht, gerade die Spaltung 1,7 : 2,0 : 0,3..

Am besten stimmen die Spaltungszahlen, die in den Nachkommenschaften von Heterozygoten in den Jahren 1920 und 1921 erhalten wurden (vergl. Tabelle 2), mit diesem Verhältnis überein, während im Jahre 1919 und 1922 die Übereinstimmung schlechter ist. Dies ist ja auch sehr leicht verständlich, da die Nachkommenschaften der Heterozygoten im Jahre 1920 und 1921 Seite an Seite mit den Kreuzungen wuchsen. Wie oben schon hervorgeho-

ben worden ist, war der Winter hier auch sehr mild, so dass die schwachen Speltoide ebenso gut wie die Normalpflanzen überwinterten. Im Jahre 1919 und 1922 war es dagegen viel kälter, und ein grosser Prozentsatz der Pflanzen wurde getötet. Dazu trug auch bei, dass das Material damals zu spät ausgesät wurde. Im Jahre 1922 wurden z. B. von den ausgesäten Körnern des Normaltypus nur 12,8 % Pflanzen

Spaltungsschema ¹

¹ Die »normalen« Gameten sind mit N und die speltoiden mit S bezeichnet.

geerntet und von den Speltoiden nur 3,5 %. Dies muss selbstverständlich eine bedeutende Verschiebung der Spaltungszahlen verursachen.

Um die ungleich starke Repräsentation der verschiedenen männlichen Gameten bei der Befruchtung zu erklären, hat NILSSON-EHLE (1917, S. 322 und 1921, S. 27) angenommen, dass die Verminderung der Vitalität, die für die Speltoide charakteristisch ist, sich auf die männlichen Sexualzellen, die Pollenzellen, erstreckt, sodass sie weniger funk-

TABELLE 5.
Spaltung einiger Heterozygoten aus den B-Reihen.

Herkunft	Jahr und Nummer	Anzahl geernteter Pflanzen					
		Normal-typus	Sub-compac-tum	Unbegr. Spelt.-heteroz.	Begr. Speltoid I	Begr. Speltoid II	Summe
1920—923 ₁	1921—923 ₁	24	0	69	0	1	94
» »	» » ₂	39	0	94	0	0	133
» »	» » ₃	47	0	88	1	0	136
» »	» » ₄	60	3	151	0	0	214
» »	» » ₅	39	0	93	0	1	133
» »	» » ₆	50	0	118	0	1	169
» »	» » ₇	31	0	74	0	0	105
» »	» » ₈	28	0	66	1	0	95
» »	» » ₉	30	1	103	1	0	135
	Summe	348	4	856	3	3	1214
1920—923 ₂₁	1921—923 ₁₁	22	0	44	0	0	66
» »	» » ₁₂	27	0	90	0	0	117
» »	» » ₁₃	19	1	73	1	1	95
» »	» » ₁₄	8	0	15	0	0	23
» »	» » ₁₅	9	0	37	0	1	47
	Summe	85	1	259	1	2	348

tionstauglich werden als die normalen. Je schwächer das Speltoid ist, desto stärker scheint auch die Elimination zu sein. Die hier beschriebene Speltoidform ist, obgleich sie im Verhältnis zu dem Normaltypus schwach ist, doch, als Speltoid betrachtet, relativ kräftig. Die Gametenelimination ist auch nicht besonders stark. Andere meiner Speltoide sind viel schwächer, und hier ist auch, in Übereinstimmung mit der Auffassung von NILSSON-EHLE, die Elimination viel stärker als bei jenen. Bei einem Speltoid vom A-Typus, das aus einer Kreuzung zwischen Sonnenweizen II und der rumänischen Sorte Blé Balan

stammt, habe ich z. B. nur einmal unter etwa 1000 Pflanzen ein Speltoid angetroffen, und dieses war auch sehr klein und schwach.

Wie ich oben schon erwähnt habe, wurden in ein paar Fällen in den Nachkommenschaften von Speltoidheterozygoten Spaltungen erhalten, die eine bedeutende Abweichung von der typischen zeigten. Zwei von diesen Abweichungen sind weiter verfolgt worden, und es hat sich dabei gezeigt, dass sie wirklich einem anderen Spaltungstypus angehören. Ich werde in diesem Zusammenhang aber nur ganz kurz darüber berichten, da diese Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. Die fraglichen Abweichungen traten im Jahre 1920 auf. Im einen Fall (1920—923, 1) zeigte sie Spaltung in 22 Normaltypen : 44 unbegrannte Heterozygoten, im anderen (923, 21) eine solche in 6 Normaltypen : 30 Heterozygoten. Sämtliche Pflanzen hatten behaarte Ähren. Von der ersten Abweichung wurden 10 und von der zweiten 5 Nachkommenschaften aufgezogen, die, wie aus Tabelle 5 ersichtlich ist, alle deutliche Spaltung nach dem B-Typus (NILSSON-EHLE 1921), d. h. mit einem grossen Übergewicht von Heterozygoten zeigten. Der von NILSSON-EHLE in B-Reihen gefundene dickährige Typus (*Subcompactum*) wurde auch hier in ein paar Fällen angetroffen. Ausserdem kamen zwei verschiedene begrannte Speltoide vor, das eine (I) ziemlich kräftig und mit dem vorher beschriebenen sichtbarlich identisch, das andere (II) sehr schwach und steril.

Von LINDHARD (1922, S. 10—11) ist schon ein ähnliches Umschlagen von einem A- zu B-Typus beobachtet, während bei den Speltoiden von NILSSON-EHLE der A-Typus konstant war.

Was ist nun die Ursache dieser Veränderung im Spaltungstypus gewesen? Am nächsten liegt es vielleicht, an spontane Kreuzung mit anderen Normaltypen oder Speltoiden zu denken. Schon der Umstand, dass alle Pflanzen in den abweichenden Parzellen behaarte Ähren hatten, macht eine solche Annahme aber unwahrscheinlich. Die meisten von den Sorten, die im Jahre 1918 — da die Kreuzung hätte stattfinden müssen — in der Umgebung dieses Speltoides wuchsen, hatten nämlich kahle Ähren. Dazu kommt vor allem, dass die eine der B-Reihen aus einer Ähre stammt, die im Jahre 1918 mit Pergaminpapier isoliert wurde. Gegen die Annahme einer spontanen Kreuzung als Ursache des »Umschlagens« spricht ausserdem, dass die Normalpflanzen der B-Parzellen denjenigen der A-Parzellen sehr ähnlich waren. Infolgedessen muss man hier annehmen, entweder dass neue mutative Veränderungen stattgefunden haben, die einen grösseren Komplex von Faktoren umfassten als die erste, oder

dass die A-Reihe in diesem Falle die B-Reihe ausspaltet. In Anbetracht dessen, dass das Umschlagen bei meinem verhältnismässig geringen Material schon ein paar Mal beobachtet wurde, scheint mir die letzte Erklärung vorläufig am meisten plausibel.

Svalöf, Oktober 1922.

ZITIERTE LITERATUR.

1. LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. Hereditas III.
2. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Botaniska Notiser.
3. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. Hereditas I.
4. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. Hereditas II.

RACIAL STRUCTURE OF THE FINNS OF THE NORTHERNMOST PART OF SWEDEN

A SHORT ANALYSIS AND A PRELIMINARY SURVEY

BY H. LUNDBORG

STATE INSTITUTE OF RACE BIOLOGY, UPPSALA, SWEDEN

IT is indeed an attractive undertaking to analyse, by means of anthropological, genetical and genealogical methods, a strongly race-mixed population, and try to find out the different race-elements, whereof it consists, so as to be able to state approximately the percentage of the different race-components.

The population of Norrbotten, the northernmost province of Sweden, is more variable, externally and internally, than any other province of Sweden. This is due to the fact that three different races, the *Nordic* (or Teutonic), the *Finnic* and the *Lappic*, for a long time past have had their dwelling-place in this part of our country. Numerous race-mixtures have meanwhile arisen, which has brought about that in certain districts different folk- and race-types of the most varying kind may be found without difficulty. This is especially so in the most northerly parts of Norrbotten, in the so-called Territory of the Finns (see sketch), where the Finnish language is spoken practically everywhere in the homes by the permanent inhabitants. The nomadic Lapps of this district speak their own language as well as Finnish; the few Swedes — for the most part consisting of civil servants and their families — use of course their mother tongue, Swedish. The Finnish-speaking population of the whole province consisted in 1920 of about 29.000 persons; during fifty years they have more than doubled (see Table 1). In 1870 the Lapp population of the whole province consisted of 4.260 persons; during the last fifty years it has increased very little. However, a surplus birth-rate has existed among the Lapps for a long time, and this has been greater than is shown in table 1.

The fact is that during all times a considerable number of Lapps have been obliged to abandon their nomadic life, mostly on account of financial difficulties, after which they soon become denationalized

and settle down as a part of the resident population. As a matter of course race-mixtures soon occur. The Swedish element in the far north (in ancient times as well as now) has, comparatively speaking, always easily adopted Finnish language and customs.

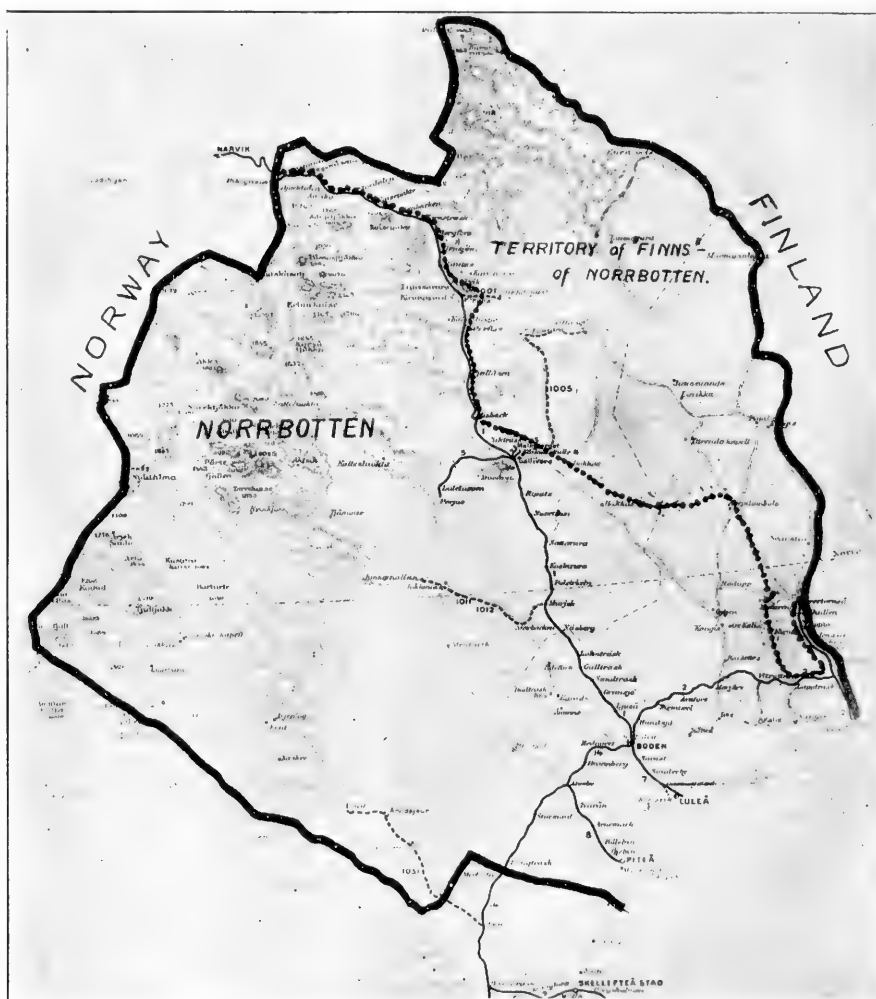


Fig. 1.

The villages, which in later times have been founded in the Territory of the Finns, and which lie nearer to the mountains of the west, viz. in real Lappland, have as a rule a darker population, e. g. more mixed with Lappic elements. The larger and older villages along the

Torneå river, on the contrary, have mostly a fairer population with less Lappic and more Finnish or Swedish blood. Thus racial changes of considerable magnitude are found to take place in the different districts.

TABLE 1. *The increase in the population of the province of Norrbotten during the years 1870—1920, giving the numbers of Swedish, Finnish and Lappish inhabitants according to the official statistics of Sweden.*

Folk-group	1870	1890	1910	1920	Increase 1870—1920
Swedes	57,782	81,172	132,047	149,488	91,706
»Finns»	14,015	19,345	24,755	29,028	15,013
Lapps	4,260	4,266	4,330	4,437	177
Total	76,057	104,783	161,132	182,953	106,896

When one has to separate different folk- or race-groups found within one and the same territory from each other, one cannot make use of philological, distinguishing marks, for quite different nations not seldom speak the same language. The limits of speech and race

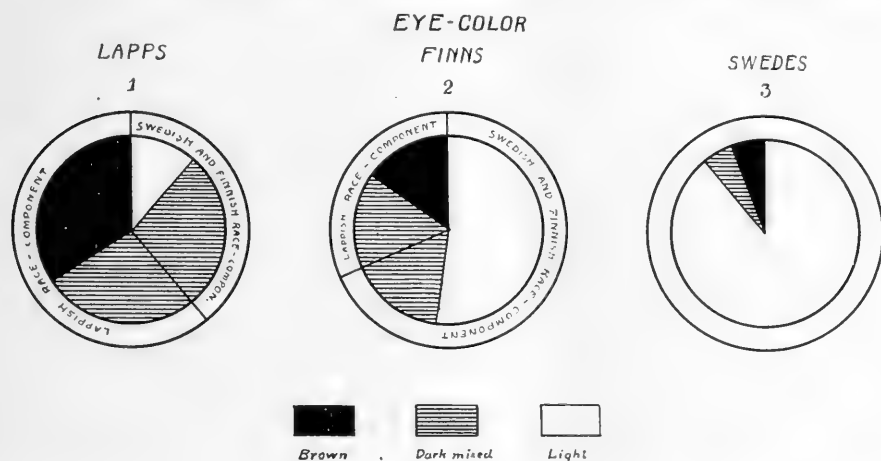


Fig. 2.

thus are not coincident. It belongs to anthropology and race-biology, with their special methods, to state the characteristic similarities and dissimilarities which distinguish and divide the population into important race-groups or race-components.

The bulk of people in the far north of Sweden consists, as I have mentioned before, of »Finns», Swedes and Lapps, distributed in different proportions and combinations all over this extensive territory. Other folk-elements, such as gipsies, descendants of Walloons and Alpines form a very small part of the population as a whole and do not therefore need to be considered. The Lapps are by nature a

TABLE 2. *Colour of eyes. Male sex.*

Population	Number examined	%			Notes
		light	mixed	brown	
Nomadic Lapps in Norrbotten	282	11,0	53,5	35,5	The number of brown eyes plus 50 % of mixed eyes (= 62,2 % together) ought to correspond to the Lappic race-component on the whole.
Finns (= people speaking Finnish) in Norrbotten from widely separated parts of the Territory of the Finns	854	52,6	32,7	14,4	The number of light eyes plus 50 % of the mixed eyes ought to correspond with the Finnic and Nordic race-components on the whole. The rest (= 30,8 %) corresponds to the Lappic component.
Swedes (= conscripts from Swedish-speaking parts of Norrbotten and from the county of Skaraborg)	786	89,6	5,1	5,3	See above.

dark people; the Finns and Swedes on the other hand are fair. The colour of eyes, which is inherited in a simple way following a precise law, may on this account be used as a good distinguishing mark and as a criterion of the amount of race-mixture between Lapps on the one side and fair types (Finns and Swedes) on the other. Numerous genealogical investigations, which I have carried out in the Territory of the Finns in Norrbotten, have taught me, that practically all dark persons living there are either pure bred Lapps or descendants of such. This is on the whole also applicable to persons with dark-mixed eyes.

These latter are individuals of mixed race, with Lappic—Finnic, Lappic—Swedish or Lappic—Finnic—Swedish descent. They are heterozygotes between a dark race (Lapps) and one or two fair races (Finns and Swedes).

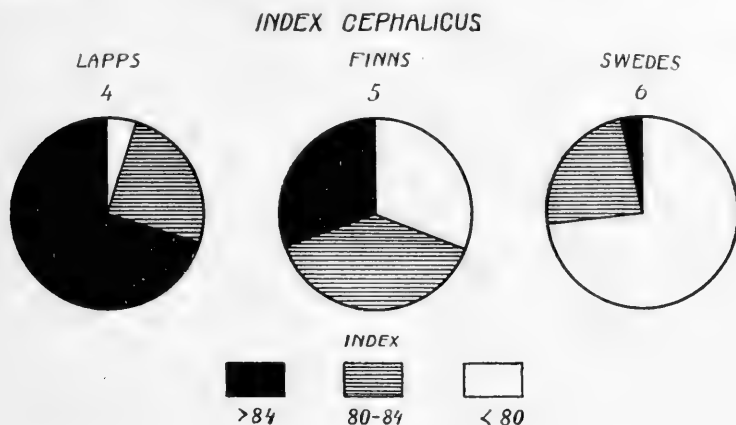


Fig. 3.

On these grounds one may safely and without making very great mistakes state how large the Lappic race-component is in the Territory

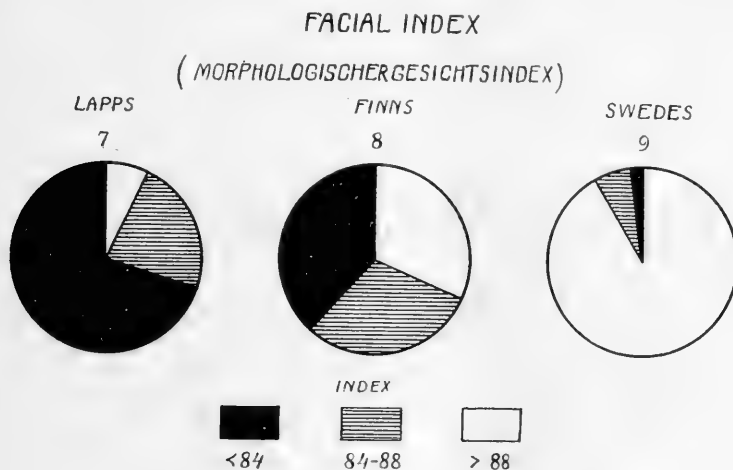


Fig. 4.

of the Finns in Norrbotten by reckoning the number of persons with brown eyes and adding 50 % of the heterozygotes having dark-mixed eyes to this number. If we make such a calculation we shall find that the Torneå Lapps (see Table 2, and Diagram 1) are of Lappic

race to about two-thirds ($\approx 62,2\%$) and of Finnic and Nordic race (i. e. of Swedish or Norwegian descent) to about one-third.

In the same way we may calculate, that the Lappic race is found in the Finnic population to an extent of about one-third ($\approx 30,8\%$). Diagram 2 shows this. Among the Swedish-speaking population of Norrbotten and Västergötland — conscripts used for comparison —

TABLE 3. *Index cephalicus*. Male sex.

Population	Number examined	Index %			Average %	Notes
		< 80	80—84	> 84		
Nomadic Lapps, 18—50 years old	116	4,3	25,0	70,7	85,5	The index number above 84 is marked black on the diagram and considered a Lappic racial characteristic.
Finns (= Finnish speaking population in Norrbotten) 18—50 years old	199	30,2	40,2	29,6	82,2	The index number between 80—84 is marked with lines on the diagrams and is considered a Finnish racial characteristic.
Swedes (= conscripts from the Swedish-speaking parts of Norrbotten and from the county of Skaraborg.)	770	73,2	23,0	3,8	78,5	The index number below 80 has been left uncoloured and is considered a Nordic racial characteristic.

dark eyes appear only to a small extent, which is also shown in diagram 3.

So far we may come with our analysis by following the colour of eyes, but not further. It remains then to try to verify these results by means of other important racial characteristics, and besides, to try to separate the Finnic and the Nordic races from each other. For this reason I have included both cephalic-index and morphological facial-index. Tables 3 and 4 show that Lapps, Finns and Swedes are decidedly distinguishable in these respects (compare the different average indexes in the last columns). The Torneå Lapps, which nowadays are

very mixed, have round heads with an average index of 85,5. Lapps of pure race certainly have a still higher average index. MANTEGAZZA and SOMMIER thus state (in *Studi antropologici sui Lapponi*, Firenze 1880) that grown-up Mountain-Lapps of male sex to a number of 64 showed an average cephalic index of 87,6. The minimum was 82, the maximum 95. The Finns are also a short-skulled race, although having a smaller index (average index 82,2). The Swedes, on the

TABLE 4. *Morphological facial-index. Male sex.*

Population	Number examined	Index %			Average %	Notes
		> 88	84—88	< 84		
Nomadic Lapps 18—50 years old	111	7,2	22,5	70,3	82,0	The index number below 84 is marked black on the diagrams and is considered a Lappic racial characteristic.
Finns (= the Finnish speaking population of Norrbotten) 18—50 years old	166	31,3	30,1	38,6	85,6	The index number between 84—88 is marked by lines on the diagrams and is considered a Finnish racial characteristic.
Swedes (= conscripts from the Swedish-speaking parts of Norrbotten and from the county of Skaraborg.)	770	91,2	6,9	1,9	95,4	The index number above 88 has been left uncoloured on the diagrams and is considered a Nordic racial characteristic.

contrary, have somewhat longer heads (average index 78,5). If persons with an index number above 84 are counted as Lapps (i. e. as Lappic race-component), those having an index between 80 and 84 as Finns, and the rest with an index number below 80 as Swedes of Nordic race, it is seen from the diagrams 4, 5 and 6, made by the guidance of these index numbers, that there is a great correspondence between these diagrams and the diagrams of the colour of eyes. These diagrams also show that Lappic head-measures (indexes) are found in about two-thirds of the Lapps and in about one-third of the Finns.

The Nordic race seems to be about as strongly represented among the Finnish-speaking population of Norrbotten as the Lappic race (the Nordic and Lappic race together form about 60 %). The pure Finnic race-component is somewhat greater than the other two taken separately; it amounts to about 40 %.

Table 4, which gives some values as to the morphological facial-index, points in the same direction, although with a slight preponderance of Nordic (Swedish) race as a race-component in the Finnish population. Diagrams 7—9 show this clearly.

As the investigations in Norrbotten are not finished yet — new material is being collected every year — the conclusions at which I have arrived, must be considered preliminary. I have myself been surprised to find the Nordic as well as the Lappic race-component so great among the Finnish-speaking population of Norrbotten, that on the whole it may be considered as equal to the Finnic race-component. This may fully explain the differences, which in many respects are found between our »Finnish» population and the more purely bred population of Finland.

SOME REMARKS ABOUT UNITS IN HEREDITY

BY W. JOHANNSEN
COPENHAGEN

THE Problem of Heredity has been treated in somewhat different ways by the several lines of biological research. The interests and points of view in the different branches of the sciences concerning Living Nature are not identical; hence we find rather different conceptions of the processes and materials operating in Heredity. The experimental Biology and Physiology of modern times have reached conceptions differing in principle from the conceptions of the mere descriptive conventional »Natural History» of old.

The description of organisms, gathered in nature or marshalled in collections, has created the terminologies of Botany and Zoology and the art of such terminology is essentially morphological. The »characters» of the organism's, i. e. forms, special development, presence or absence of composing »organs» and more or less autonomic structure-elements in animals or plants, are the units with which classical Natural History has mostly been operating. The anatomical and, later, the histological analyses of organisms have mostly been carried through in a morphological spirit; and the Cell-Theory gave in its time to the cell the rank of an ultimate and (relative) independent »morphological unit» of the bodies. The modern cytological nuclear analyses, the chromosome-researches, have at any rate in their starting point a pure morphological nature.

Morphology dissects the organisms into special *Parts*, proceeding towards a desintegration into smallest possible independent units of the body. Regarding Heredity and Variability we see, for instance, WEISMANN operating with the notion of smallest independently varying parts of the organism (»selbständig variierende Teile»). For such alleged units of the fully developed organism this prominent »morphobiologist» supposed special organic representatives in the »germplasm» (»Keimplasma»), i. e. the total of those structural or constitutional elements in the sexual cells or fertilized ova etc., which for the zygote in question determine the possibilities of development.

This view is in its main points of very ancient origin. The Hippocratic school and a long series of authors including CHARLES DARWIN («Pangenesi») have promulgated such conceptions. Their purely morphological nature can be emphasized in these words: *Constituent Parts of the Individual* represented through special *Particles in the Sexual Cells*. WEISMANN in his speculations as to «Germinal-selection» proceeded to absurdity in assuming independently living and competing «Biophores» — as yet the most ultra-morphological standpoint in the literature of Genetics. WEISMANN continued to vindicate the *parts* of the body as units in Variation and Heredity, even after full appreciation of Mendelism was attained.

Of course parts were the most popular hereditary units of old: the nose of your father, the eyes of your mother and the expressive mouth of a grandfather may be elements of your natural inheritance. But even *Qualities* have been regarded as units, especially those localised in special organs: The red colour of your grandmother's hair and her delicate complexion may be inherited as well as musical endowment and other probably brain-localised mental qualities. In such cases *parts* and *qualities* might be regarded as inseparable characters («Merkmale»), i. e. as determined by the same «elements» in the zygote. We need not enter the discussions of ARISTOTLE as to differences between homogeneous parts (tissues) and composite parts (hands, feet, face and so on); some analogies between his views and the ideas of aggregated or particulate inheritance in GALTON's publications may only be pointed out here en passant. The profound accordance between GALTON's Stirp-theory, WEISMANN's primary Germplasm-teachings and ARISTOTLE's old original idea of continuity in Heredity (all in their turn rightly discrediting the over and over alleged heredity of «acquired qualities») has been mentioned by the present author on several occasions. Here it is only of interest to emphasize the purely morphological nature of these teachings.

But besides a morphological analysis or «dissection» of organisms in their parts there is a somewhat different view of analysing the nature of an organism, viz. separating its more physiological features, its different faculties or as we say «properties». A most conspicuous example is furnished already in 1826 by SAGERET when hybridizing two melons, one with yellow and sweet pulp and another with white and acid pulp. The progeny of this hybrid exhibited the four combinations: yellow-sweet, yellow-acid, white-sweet and white-acid — an elegant pre-Mendelian case. The said, morphologically speaking, homogeneous

organ, the pulp — or its cells or groups of cells — cannot here be represented in the fertilized ovum by one »unit« in the Weismannian sense, but the four different properties: white, yellow, sweet and acid seem to be »unit-characters« in the same sense in which primary Mendelism has later used this term. Already NÄGELI and in more recent time HUGO DE VRIES have, perhaps more or less conscious of the contradiction to the Weismannian »representation of parts«, regarded such different Properties (»Einzelseigenschaften«) as analytical elements in the hereditary nature of organisms.

The properties or rather the possibility of their realisation (I should say: the genotypical factors in question) may be represented throughout the individual; the local conditions in the different regions of an organism may prevent their appearance — and in many cases a special property can only be obviously manifest in specialized organs, for instance the colour of the iris in the eyes, the special negro-pigments in the surface of the body and so on.

But here a note should be introduced. WEISMANN and so far I see, ex parte also DE VRIES have assumed that in Ontogenesis the dividing cells during the whole routine of development must totally use a good deal of their assumed representative elements (be it representatives of parts or of properties). Hence the different parts of the mature organism might not have kept the same representatives; at any rate they could not have a complete (active) set of these assumed elements. It is easily seen, that such views indicate a fundamental (I should say genotypical) difference between the several parts of an organism. Also these views are mainly morphologically stamped. Morphology operates with »descriptive differences« (I should say phenotypical differences), taking such differences as the essentials. Therefore it does not much matter whether we speak of unit-parts or unit-characters, both concepts are equally morphological ideas — neither physiological nor chemico-biological. In old times a morphological spirit governed also ex parte Chemistry and, as we can easily understand, Mineralogy — this science with Botany and Zoology being the main »(o-)logies« of the »Natural kingdom«. The characters and properties of natural objects were regarded somewhat as special entities: for instance the qualities »yellow«, »hard«, »fusible«, »combustible« and so on were inherent principles, elements of the nature of sulphur.

Primary Mendelism operated in a similar way with characters, which in the experiments obviously behaved as units. Almost the whole bulk of »Mendelian« experiences from the first enthusiastic

years after the rediscovery of MENDEL's laws coincided splendidly with the conception of one independently separable representative in the gamete for each »Mendelian unit-character» in the mature organism. The morphological stamp of this initiated »analytical dissection» of the collective character of an organism into alleged unit-characters through hybridization and continued breeding, has obtained a pregnant expression in BATESON's term »Allelomorphs» for the units in »Mendelian inheritance».

It was undoubtedly a step forward to leave the notion of *unit-parts* in favour of the notion of *unit-characters*. Now this notion too is absolutely untenable. Nowadays each of BATESON's allelomorphs are not regarded as a kind of germ (»Anlage») for a corresponding unit-character. My term »*gene*» was introduced and generally accepted as a short and unprejudiced word for unit-factors in the — as to heredity — essential constitution of gametes and zygotes, but originally I was somewhat possessed with the antiquated morphological spirit in GALTON's, WEISMANN's and MENDEL's viewpoints. From a physiological or chemico-biological standpoint we must a priori in characters or developed parts of organisms see *Reactions* of the (I should say genotypical) constitution belonging to the zygote in question; and from this point of view *there are no unit-characters at all!* Undoubtedly all scientific geneticists now are or ought to be in accord as to this matter. But in the language of Genetics we meet with some unhappy old-fashioned expressions, relics of obsolete conceptions — the worst of all these relics is probably the expression *Transmission* where no transmission exists but where continuity is found! »Transmission» is here a kind of Hippocratic-Lamarckian slang-word, very misleading. Here however we shall only try to exterminate in Genetics (perhaps a hard task!) the term *unit-character* as indicating a notion that is totally inadequate and hence noxious for Genetics, for words too often govern thoughts!

Descriptive Natural History operates legitimately with such notions, and when we compare the different individuals and generations in our breeding series, we of course use methods of zoological, botanical or chemical description. Here we are dealing with the realised *Phenotypes*, i. e. the reactions, direct or indirect (hormones etc.) of the genotypes with the ambient conditions. We may in some way »dissect» the organism descriptively, using all the tricks of terminology as we please.

But that is not allowed in Genetical explanation. Here, in the pre-

sent state of research, we have especially to do with such genotypical units as are separable, be it independently or in a more or less mutual linkage. Certainly by far the most comprehensive and most decisive part of the whole genotype does not seem to be able to segregate in units; and as yet we are mostly operating with »characters», which are rather superficial in comparison with the fundamental Specific or Generic nature of the organism. This holds good even in those frequent cases where the characters in question may have the greatest importance for the welfare or economic value of the individuals.

We are very far from the ideal of enthusiastic Mendelians, viz. the possibility of dissolving genotypes into relatively small units, be they called genes, allelomorphs, factors or something else. Personally I believe in a great central »something» as yet not divisible into separate factors. The pomace-flies in MORGAN'S splendid experiments continue to be pomace-flies even if they lose all »good» genes necessary for a normal fly-life, or if they be possessed with all the »bad» genes, detrimental to the welfare of this little friend of the geneticists.

Disregarding this (perhaps only provisional?) central »something» we should consider the numerous genes, which have been segregated, combined or linked in our modern genetic work. What have we really seen? The answer is easily given: We have only seen *Differences*. The famous relation 3 : 1 (1 : 2 : 1) indicates one single point of difference, the ratio 9 : 3 : 3 : 1 two points, and so on. Dominance does not at all indicate the presence of some positive unit, just as little as Recessivity indicates the lack of any unit. This is clearly seen, for instance in NILSSON-EHLE'S oats-crossings, where one Mendelian unit may be responsible for one dominant and one or two recessive characters, also in such cases where dominance or recessivity is dependent upon external conditions, as in some *Drosophila*-experiments.

In the beginning of our modern »Mendelian era» one unit might be regarded as *the* unit of one descriptive character, for instance »yellow» in ripe peas, »starchy» in maize grains and so on. But when more complicated segregations were found, we conceived the idea of »construction»; for instance of colour and hoariness of stocks. In this case (quoted here as simplified as possible) each of the genes *A*, *B* and *C* when alone (i. e. without the others as elements in the genotype) shows no obvious reaction; but $A + B$ may cause the production of colour and $A + B + C$ colour and hoariness, $A + B$ as well as $B + C$ giving no observed reaction.

In such cases we spoke — and may perhaps continue to speak —

of a *synthetic* hybridization when A and B or $A + B$ and C were brought together, the character »colour» or »hoariness» being thus »constructed». An *analytical* hybridization was realised when for instance an organism with $A + B + C$ was hybridized with, say, $a + b + c$. Here in the F_2 -generation »analysis» of »colour and hoary» was found — as in Miss SAUNDERS' fine work.

Results like these might have raised hopes as to a possibility of segregating analytically the whole genotype into »factors» — and hence in a remote future we might be able to do some Homunculus-work viz. to construct organisms through the addition or artificial combination of discreet factors, stored perhaps in bottles or small tubes!!

But the nature of the genotypical units hitherto observed is highly problematic. When we regard Mendelian »pairs», Aa , Bb and so on, it is in most cases a *normal* reaction (character) that is the »allele» to an *abnormal*. Yellow in ripe pease is normal, the green is an expression for imperfect ripeness as can easily be proven experimentally e. g. by etherization. »No starch» in maize is evidently an abnormality and so in the many cases upon which BATESON — as it seemed with full reason — founded his for a time highly useful and suggestive but now abandoned hypothesis of »Presence and absence»: the »normal» almost always positive and dominant, the »abnormal» being (in a morphological spirit) expressed as a »loss».

Now the notions »normal» and »abnormal» in their valuing sense are not adequate for Genetic analysis, hence classifications according to such valuation are without interest. The question for us is this: what is the nature of the difference between A and a , B and b and so on? There is at present scarcely any doubt about the theory, that »Mendelian factors» are in some way bound in or to the chromosomes. The morphological view regards them as formed particles (say »morphs», ad modum »allelomorphs») of the chromosomes, an old Weismannian idea — mutatis mutandis. From a physiological standpoint we may prefer to regard local conditions (say »chemisms») in or on the chromosomes as responsible for those units — avoiding the hairsplitting remark that »chemisms» are ultimately in some way »particulate» — as all things, even energy, now seem to be.

If comparing an original (and in so far »normal») organism, for instance a wild purple *Lathyrus* or a wild grey mouse, with the undoubtedly derived cultivated organisms, for instance a white sweet pea and a yellow mouse, we might discover that there is one single genotypical point of difference between them, this difference may probably

consist in an alteration of the «chemism» at a special point of a chromosome. Now such alterations may be more or less different, and where several such differences exist in a certain locus of a chromosome we have the so-called «multiple allelomorphs». This rather cumbersome expression ought to be replaced — the «morph» eliminated. «Allelogene» seems a more neutral word. Perhaps the best expressions are «multiple allelos» and «multiple allelism», or — to be purely Greek — «polyallelism». At any rate multiple allelos are (for the chromosome theory) different states (chemisms) in the same locus of a chromosome. If we consider BAUR's beautiful case of three «allelos» in regard to chlorophyll-modifications, these corresponding «factors» may have analogous signs, e. g. \mathcal{A} , A , a or the like. The rich material from the American *Drosophila*-researches of MORGAN's school has supplied many cases of multiple allelisms — most or all of them being different «abnormalities» compared with the characters of the normal wild fly.

NILSSON-EHLE's famous experiences with cereals establishing the existence of «equivalent factors» or factors acting in almost the same way as to the phenotype in question, formed one of the most considerable extensions of Mendelism. Duly understood this discovery removes the idea of unit-characters, but perhaps the most important side of NILSSON-EHLE's principle of equivalent factors is the conquest for factorial analysis of the originally alleged «non-Mendelian» inheritance of many so-called «quantitative characters» in plants and animals — LANG of Zürich was a prominent initiator of these ideas. NILSSON-EHLE's work has also had the greatest influence on the discussion of the problem of Selection — the latest publications of our former antagonist CASTLE best illustrates that fact.

However, this matter shall not be discussed now. Here we wish to emphasize that equivalent or analogous factors in NILSSON-EHLE's sense may be regarded as the same or a rather similar state (chemism) in different chromosomes. This often so-called «polymerism» or «homomerism» (perhaps better «polygenism») must not be confused with multiple allelism (polyallelism) — *different states in the same locus* of one chromosome; polygenism on the contrary being the *same state localized in different chromosomes!*

But however far we may proceed in analysing the genotypes into separable genes or factors, it must always be borne in mind, that the characters of the organisms — their phenotypical features — are the reaction of the genotype in toto. The Mendelian units as such, taken per se are powerless.

To my mind the main question in regard to these units is this: Are the experimentally demonstrated units anything more than expressions for local deviations from the original («normal») constitutional state in the chromosome?

Is the whole of Mendelism perhaps nothing but an establishment of very many chromosomal irregularities, disturbances or diseases of enormously practical and theoretical importance but without deeper value for an understanding of the «normal» constitution of natural biotypes? The Problem of Species, Evolution, does not seem to be approached seriously through Mendelism nor through the related modern experiences in mutations. Here again the word «normal» was used! It is a dangerous and somewhat illegitimate expression in Experimental Biology. Carnivorous animals, gnats, protozoa and bacteria etc. are «normal» beings, hence in Nature it is «normal» that several individuals are devoured, attacked by malaria or tuberculosis! Degeneration and mutations may be as «normal» as other results of combinations, separations, non-disjunctions etc. in the processes of gametogenesis and fertilization. «Nature is beautiful, but not correct» as a Danish saying goes. «Degeneration» or «Evolution» may be used respectively as terms for a given genetic process — depending on whether our more or less subjective valuation emphasizes a «bad» or «good» tendency!

Chromosomes are doubtless vehicles for «Mendelian inheritance», but *Cytoplasm* has its importance too. I cannot here enter into this problem from which in the near future we shall certainly have important news. Gametogenesis with chromosome-reductions, accompanied by reformations and, as it were, partial rejuvenescence of cell-structures, must in some way act as if especially organized for *obliterating* the individual's personally «acquired characters», which as a rule totally disappear in sexual reproduction — quite contrary to the popular traditional Hippocratic-Lamarckian views. Cytoplasm is perhaps more prone to «memory»; JOLLOS's experiments with Infusoria for instance seem to suggest such a case.

Continuity in inheritance, the cardinal idea of ARISTOTLE, is — as applied to Mendelian heredity — represented by the continuity of chromosomes in the forthcoming generations — but greatly complicated by disjunctions and recombinations of chromosome-pairs. This hereditary continuity is, in so far dissolved into a kind of regular periodic discontinuities: Mendelian heredity always operating with discreet genotypical elements. Hence differences are here always discontinuous

as chemical constitutional differences. Phenotypes however may show discontinuous as well as all degrees of continuous variation!

The genotypical constitution as belonging to every cell penetrates the whole individual with the more or less rare complications, where we may meet »vegetative» segregations or mutations. But these processes have nothing to do with the Weismannian conception of a regular disintegration of the active germplasm during ontogenesis already mentioned. The same holds good in the several cases in which only cells of the germcycle (»Keimbahn») have the full equipment of chromosomes and other granular structures, as for instance in *Ascaris* (BOVERI) and some beetles (HEGNER).

The Weismannian form of distinction between Germplasm and »Soma», viz. absolute independence does not exist in reality. The non-inheritance of acquired characters is not a consequence of this assumed independence or difference, but only a striking expression of the fact, that the external conditions may easily mould phenotypes in a more or less adaptive manner, but can hardly or rarely induce changes in the genotype. The Weismannian distinction »*Keimplasma*—*Soma*» which from the point of view of Genetics is totally obsolete has in its purely morphological nature nothing to do with our views; his categories are incommensurable with the distinction *Genotype*—*Phenotype*. In concluding these somewhat aphoristic remarks I have only to say that my terms »*Gene*», »genotypical» and so on have absolutely nothing to do with DE VRIES' expression »*Pangenes*» (1889) and their assumed behaviour as units. May I add that the Galtonian antithesis »*Nature-Nurture*» is not equivalent to our notions »*Genotype-Phenotype*», the phenotype being the *reaction* of the genotype (»nature») with the ambient conditions (»nurture»).

A SOMATIC MUTATION IN THE SINGED LOCUS OF THE X-CHROMOSOME IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*

BY OTTO L. MOHR

ANATOMICAL INSTITUTE, CHRISTIANIA UNIVERSITY, NORWAY

I. INTRODUCTION.

THE doctrine that mutations occur in the germ cells shortly before or during maturation has until recently been widely accepted (see MULLER's quotations from different text books, 1920). We now know that mutation is not a phenomenon restricted to maturation or peculiar to germ cells but may occur in any cell and at any time during the life cycle.

Thus, botanists have shown that several cases of vegetative variation in plants are due to mutations which occurred in ordinary somatic cells. It may in this connection be sufficient to recall the results of EMERSON and his co-workers. EMERSON gives (1922) a discussion of the botanical literature on somatic mutations in plants, to which discussion may be referred.

So far only a few cases are known in zoological material, where the only conclusive ones are recorded in *Drosophila*, (BRIDGES, 1919; MORGAN and BRIDGES, 1919; MULLER, 1920; STURTEVANT, 1921).

The visible somatic result of a mutation outside the germ tract is the formation of a mosaic.

The overwhelming number of mosaics in *Drosophila* are *sex-mosaics*, i. e., gynandromorphs. By far the large majority of the gynandromorphs are, as MORGAN and BRIDGES have shown, accounted for by X-chromosomal elimination, while a few cases seem to have arisen from binucleated eggs. (Here, as well as for the following, see MORGAN and BRIDGES, 1919).

Somatic mosaics might theoretically be expected to arise in the same way by autosomal elimination or from binucleated eggs. Only one case which was interpreted in this way has so far been recorded.

The rest of the mosaics described in *Drosophila* are explained as due to *somatic mutation*. These cases are rare.

There is, as is well known, good evidence in favor of the view that mutation only occurs in one member of a chromosome pair. If a mutation occurs in a somatic cell, either in one member of an autosome pair, or in one of the two X-chromosomes of a female, then the gene will have no visible effect, unless it is dominant. In the latter cases that portion of the individual which receives the mutated chromosome will manifest the corresponding dominant character. A recessive gene will not have any somatic effect, since the normal allelomorph present in the other member of the pair conceals it.

But if a recessive somatic mutation takes place in the single X-chromosome of a *male*, then the corresponding character will show at once in those parts whose cells have received the mutated X, because the Y-chromosome lacks the normal allelomorph.

Recessive mutations are in *Drosophila* far more frequent than dominant ones and we would from what has been said above accordingly expect that the majority of somatic mutations observed should be of the latter type, *i. e.*, sex-linked recessives that manifest themselves in male mosaics. This was also found to be the case.

If a somatic mutation of this type occurs late in the life cycle, then only a small part of the individual will show the corresponding mutant character, while the rest of the male will be normal. If, on the other hand, the mutation takes place early, in one of the segmentation nuclei, then a large part will manifest the character. And if the mutation occurs before the germ tract has separated off from the common germinal-somatic blastomeres, the following possibilities present themselves. The testes may either be derived from cells which have received the mutated X, or they may descend from cells which carry a normal X-chromosome. The X-sperms will therefore in the first case contain the mutant gene and transmit the mutation to the offspring, while in the latter the mutation will not be inherited. Theoretically there is also a third possibility. One testis (or part of one testis) may be derived from cells which carry the mutant gene, while the other testis genetically is like the normal portion of the mosaic. Under these conditions only some of the X-sperms will transmit the mutant gene to the offspring, others will not.

Thus, the external examination of such mosaics combined with the genetic test may not only give data as to the stage in the life cycle at which the mutation took place, but eventually also offer an opportunity for deductions as to the stage at which the germ tract

separates off from the common germinal-somatic stock (MORGAN and BRIDGES, 1919; MULLER, 1920).

MORGAN and BRIDGES describe ten mosaics, all males, which are explained as due to somatic mutations of the type last mentioned. Some of these are more or less doubtful, involving only a very small part of the individual or open to alternative interpretations. But it is of importance that the atypical portion in the majority of the cases exhibited somatic characteristics similar to those produced by known sex-linked recessives. Only two of the mosaics were tested and in none of these did the testes carry the mutant gene. The same was true of the two cases in *Dr. simulans* recorded by STURTEVANT (1921)¹.

The most conclusive case is the one recorded by MULLER, (1920). A male with a normal red left eye and a white right eye occurred in a line which for many generations had bred true for the ordinary red eye color. When the male was tested, half of his grandsons had white eyes. Thus, it was clear that the white eye color of the right eye was due to a sex-linked recessive mutant gene. This gene proved to be identical with the old white gene (*w*; at 1,5). The fertilized egg from which the exceptional male arose must accordingly have contained the original unmutated gene for red eyes (since the left eye was red). A somatic mutation to white must have occurred in one of the very early cleavage nuclei and the right eye and some, at least, of the germ cells — all of them so far as the evidence went — must have been derived from this cell. Since the gene white only affects the eye color, there was no means of controlling the distribution of the mutant cells in other parts of the individual. And the test was not arranged in such a way as to give a conclusive answer to the question whether both testes or only one of them contained the mutant factor.

The somatic mutation here to be described is perhaps the most striking case so far recorded, since it involves a mutation which is more favorable than any other just for the study of mosaics and gynandromorphs, viz., the sex-linked recessive singed (*sn*; at 20,9; MOHR, 1922).

The singed mutation produces a very characteristic curling of all the bristles and small hairs all over the individual. The hairs and

¹ Recently BREITENBECHER (1922) in his breeding experiments with the beetle *Bruchus quadrimaculatus* found no less than 31 females in which the elytra were of different color, and he interprets these exceptions as due to autosomal dominant sex-limited somatic mutations. However, the genetic demonstration of the correctness of this assumption is as yet lacking, since in none of these numerous cases (later also 17 additional mosaics were observed) did the gonads carry the mutant gene.

bristles look as though they were singed by heat (see Fig. 1; MOHR, 1922). This striking alteration may accordingly be recognized in every part of the fly, including the wings and the legs, and the distribution of singed and non-singed parts in gynandromorphs and mosaics may be mapped with absolute certainty.

II. THE OCCURRENCE AND DESCRIPTION OF THE SOMATIC MUTATION.

In making up the black purple curved ♀ × Streak curved ♂ stock a single male was observed (June 11, 1922) which in somatic appearance

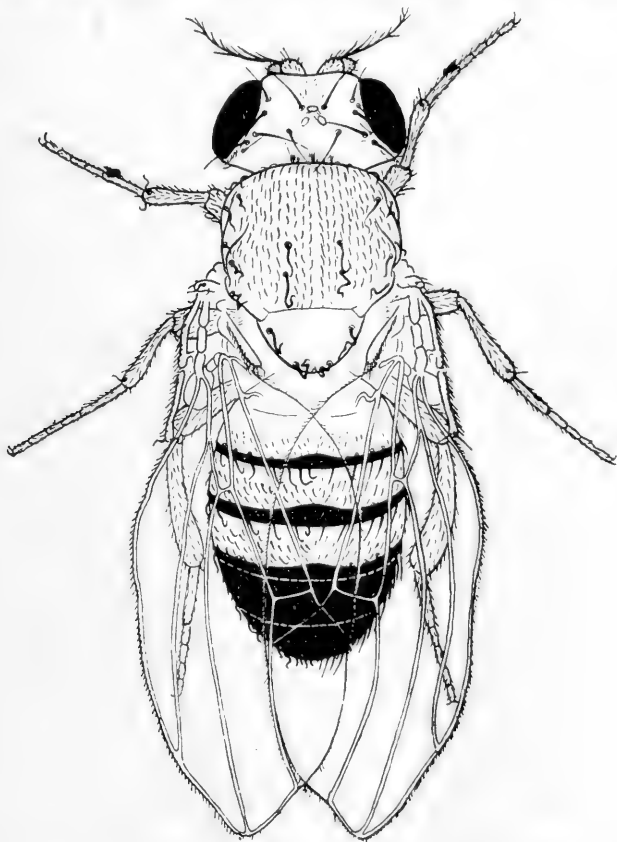


Fig. 1. Camera-lucida drawing of the exceptional male in which the somatic mutation occurred. (When found, the wings of the individual had got wet, and especially the distal part of the left wing was somewhat folded. This folding was straightened out in the drawing).

was very exceptional. All the bristles and hairs on the left half of the body, including the entire dorsal surface of the thorax

were typically curled, while the rest of the individual including practically the whole head had ordinary wild-type hairs and bristles like the other flies in this stock.

In the stock mentioned homozygous black purple curved females, $\left(\frac{bl\ pr\ cu}{bl\ pr\ cu}\right)$, are in each generation crossed to males that in one of their II-chromosomes carry the same recessives and in the other Streak and curved and in addition also some other II-chromosome recessives, which are of no special interest in this connection, $\left(\frac{Sk\ \cdot\ cu}{bl\ pr\ cu}\right)$. (*bl*, black body color; *pr*, purple eyes; *cu*, curved wings; *Sk*, dark streak on thorax. *Sk* is dominant and lethal when homozygous, the rest are recessives; all are located in the II-chromosome). The males used in the mating are accordingly somatically Streak curved. Since there is no crossing over in the male this cross gives in the next generation *bl pr cu* and *Sk cu* individuals in equal numbers, and the stock is maintained unchanged by repeating in each generation the mating described. It should be emphasized that the stock never had contained sex-linked mutant genes and that none of the genes present in the stock produce bristle and hair alterations.

When the male mosaic was found the whole contents of the stock bottle was carefully examined, and 35 females and 31 males were counted, which were all either *bl pr cu* or *Sk cu*. None of them exhibited any bristle or hair alteration.

A scrutinous examination of the exceptional individual gave the following result (see Fig. 1—3). The fly showed the typical male characters (normal male external genitalia, sex combs on both fore legs, male coloring of the abdomen, smaller size). The wings were curved. It was somewhat difficult to ascertain, whether the thorax exhibited the mutant character Streak. The fly was apparently young, and the Streak character, which is rather variable, is most easily detected in older individuals. The fly was non-black and non-purple.

The head had normal slender and tapered bristles and hairs, except in a narrow ventro-lateral part on the right side, (the bucca). This plate bears at its anterior end the vibrissae or oral bristles. The latter were on the right side typically singed, in striking contrast to those on the left side. Also the hairs and bristles along the lower posterior edge of the bucca were singed on the right side, while the hairs along the cheek were wild-type on both sides.

The bristles and hairs on the left side of the thorax were typically

singed. The same was true of the bristles and hairs on the dorsal part of the right half of the thorax, while the rest of the thorax had normal bristles. Thus, the right sterno-pleurals were wild-type in contrast to all the other thoracical macrochaetae, (Fig. 2 and 3). The border line between the two zones followed on the ventral side of the thorax the median plane strictly.

The entire left half of the abdomen had singed hairs and bristles in contrast to the normal ones of the right half. The border line between the singed and the non-singed part here followed strictly the median plane, and could be controlled, on the dorsal side by the shape of the hairs and bristles on the dorso-lateral plates, on the ventral side by the shape of the hairs on the ventral plates, which

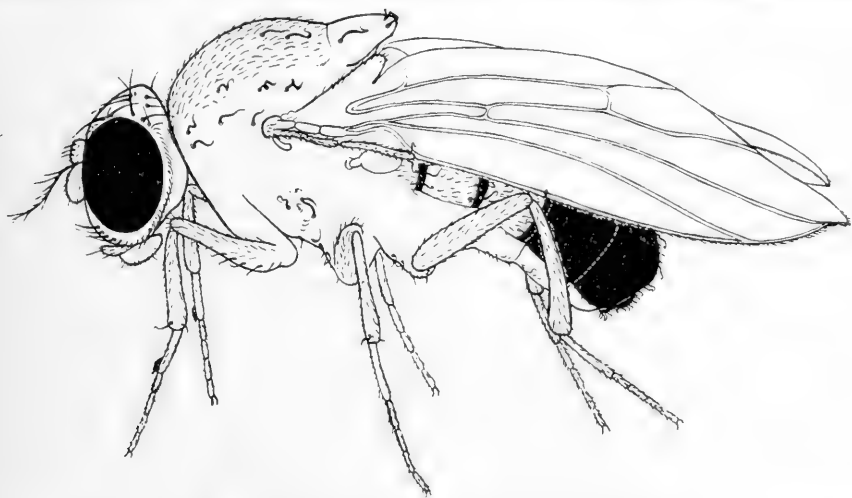


Fig. 2. The mosaic as seen from the left side.

had singed hairs on the left and wild-type hairs on the right side. The hairs and bristles on the genital arch and the anal plates were singed on the left side, wild-type on the right.

The hairs on the alula and on the costa of the left wing were singed, in contrast to the corresponding wild-type ones on the right wing. The difference is most easily detected by comparing on both sides the form of the larger pair of bristle-like hairs just before the apex of the first vein. The bristles on the coxae as well as those on the femur and near the apex of the tibia were on the left legs typically singed, while the corresponding ones on the right legs were of the wild type.

Summing up, we find accordingly that the entire left half of the individual, except for the head, is singed. The border line separating

the singed from the wild-type zone follows the median plane, except on the dorsal side of the thorax, where the singed region proceeds over the median line, including the upper half of the right lateral surface of the thorax. From here the singed zone also continues along the collum to the head, where a narrow ventro-lateral part on the right side is singed. The rest of the individual has normal wild-type hairs and bristles.

III. THEORETICAL CONSIDERATIONS.

The striking somatic peculiarities mentioned made it at once practically certain that we were dealing with a sex-linked recessive mutation, which had occurred in one of the very early cleavage nuclei

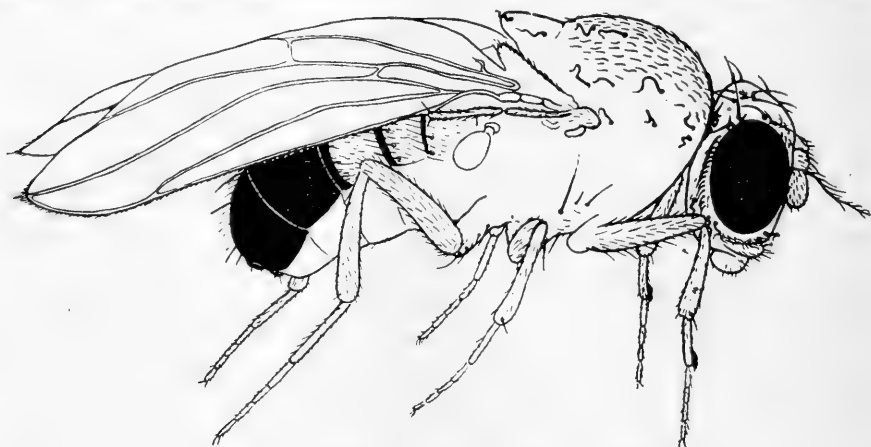


Fig. 3. The mosaic as seen from the right side.

and which caused the bristle and hair alteration in the singed part of the mosaic.

The individual could not be interpreted as a gynandromorph. On this assumption the fly would have started as a two X individual, a female, heterozygous for a recessive sex-linked mutant gene, which produced the bristle and hair alteration described. If elimination of one of the wild-type daughter X 's occurred in one of the very early cleavage cells, then one of the daughter cells would obtain only a single X , viz., the one which contained the mutant gene. The part of the individual which was derived from this cell would accordingly be male, (XO), and show the corresponding mutant character. The rest of the individual would be female and wild-type. Any such gynandromorph explanation had of course to be abandoned as soon

as examination proved that the mosaic had no female portions at all, the singed as well as the non-singed parts showing, without exception, typical male characteristics.

The possibility that we were dealing with a somatic mosaic could also safely be excluded. If the individual were a somatic mosaic due to autosomal elimination in the same way that gynandromorphs are accounted for by X-chromosomal elimination, this interpretation would demand first a mutation in the black purple curved \times Streak curved stock and secondly an autosomal elimination. Such a coincidence would be so rare as to be considered entirely out of question.

As a fully satisfactory explanation remained that of a somatic mutation (see Introduction). The mosaic was a male. Two recessive sex-linked mutations which produce entirely analogous bristle and hair alterations were known beforehand, viz., singed and forked⁴, (f^4 , allelomorph of forked, at 56,5). There was every reason to believe that the singed part of the individual in all cells contained one of these genes, or an allelomorph thereof. Since about half of the individual had normal bristles and hairs, this mutant gene could not have been present in the X-chromosome which this male received from his mother. The mutation must have occurred later, in one of the daughter X's of the dividing egg nucleus, or in another of the earliest segmentation nuclei. The male was on this assumption expected to be of normal fertility, and if the testes (or one of them) were derived from the cell which received the mutated X, then we would have an opportunity of proving conclusively the correctness of the above supposition.

If both testes were derived from the cells which contained the X carrying the unmutated gene for non-singed, then, of course, all the daughters of the mosaic will give only wild-type sons. If, on the other hand, both testes have developed from the cell which received the mutated X, then all the daughters of the exceptional male will give sons half of which are singed. Finally, if one testis belonged to the singed, and the other to the non-singed part of the mosaic, then half of his daughters would be expected to give sons, half of which were singed. The other half of his daughters would give only non-singed sons.

IV. TESTS OF THE EXCEPTIONAL MALE.

Since the Streak character in the mosaic was somewhat difficult to detect, it was regarded as necessary to certify genetically that the

fly was derived from the stock mentioned and had the constitution $\frac{Sk}{bl\ pr\ cu}$ and that consequently no contamination had occurred. The mosaic was therefore, after having been drawn, crossed to homozygous $bl\ pr\ cu$ females. On the following day three homozygous eosin vermilion forked females from a pure stock were in addition introduced in the same culture bottle. (eosin, w^e , eye color; vermilion, v ,

TABLE 1. *Outcrosses of $bl\ pr\ cu$ daughters of the mosaic.*
($P_1; \frac{bl\ pr\ cu}{bl\ pr\ cu} \text{♀♀} \times \frac{Sk}{bl\ pr\ cu} \text{♂}, \text{exception. } F_1 \frac{bl\ pr\ cu}{bl\ pr\ cu} \text{♀} \times \text{wild-type } \text{♂♂}$).

July 2, 1922	Females	Males	
	wild-type	wild-type	singed
2703	103	52	37
2704	61	23	31
2705	125	75	55
2706	9	3	2
2707	17	7	6
2711	50	22	14
2712	35	17	9
Total	400	199	154
2708	56	41	0
2709	115	97	0
2710	81	85	0
Total	262	223	0

eye color; forked, f , bristles; these genes are recessives in the X-chromosome).

The next day the mosaic was found dead owing to an accident, sticking to the inside of the culture bottle. But soon numerous larvae appeared, showing that the male before dying had fertilized some of the females. The culture gave the following offspring (C. 2702, June 22, 1922): 25 $bl\ pr\ cu$ ♀♀; 26 $Sk\ cu$ ♀♀; 26 $bl\ pr\ cu$ ♂♂; 21 $Sk\ cu$ ♂♂. None of them showed any bristle alteration.

This result proved that the mosaic with regard to autosomal mutant genes was of the constitution expected, and that no contamination had occurred. Moreover, since all the offspring were curved and none of the males $w^e\ v\ f$, it was clear that the $w^e\ v\ f$ females which were introduced on the second day had not been fertilized.

The question was now, whether in the mósaic both testes, one testis or perhaps none of them were derived from the cell in which a somatic sex-linked mutation was supposed to have taken place. This could be ascertained by outcrossing his daughters and controlling whether all of them, half of them, or none of them were heterozygous for the gene which in the mosaic caused the bristle and hair alteration. Ten *bl pr cu* daughters from C. 2702 were accordingly outcrossed singly to wild-type males. The result of these outcrosses is presented in Table 1.

Two additional mass cultures were at the same time made up. In one of them (C. 2714) 14 *bl pr cu* females from C. 2702 were mated to *Sk cu* brothers. In the other (C. 2713) 16 *Sk cu* females from the same culture were simultaneously crossed to *w^c v f* males from stock.

The result of these tests proved the correctness of the somatic mutation hypothesis. The singed character did not manifest itself in the daughters of the exceptional male, but reappeared unchanged in his grandsons. The curling of the hairs and bristles in the mutant part of the mosaic was accordingly produced by an ordinar sex-linked recessive.

Moreover, of the 10 daughters separately tested 7 had received a paternal X carrying the mutant gene, while 3, giving only non-singed sons, must have received from the father an X-chromosome without this gene (Table 1). This indicates that only one of the testes of the mosaic can be derived from the cell which contained the mutated X-chromosome. The other testis, — or at any rate part of it —, has descended from a cell which carried the original unmutated gene for wild-type bristles.

This conclusion is also confirmed by the results obtained in the mass cultures (Tables 2 and 3). Here we would on the latter assumption expect about a quarter of the sons to be singed, while if both testes carried the mutated X, we would get singed and non-singed sons in equal numbers. The total output (ten days count) of the two cultures was 215 non-singed daughters, 144 non-singed and 64 singed sons. This is a fairly good 3 : 1 ratio, when it is remembered that the numbers are small and derived from mass cultures. It is true that the somewhat lowered viability of the singed individuals, which is apparent from the data presented in Table 1, may in a degree be responsible for the difference in number between the non-singed and the singed classes. But the effect of this differential viability is counterbalanced to a certain extent by the marked falling back of the *bl pr cu* class in C. 2714. When

the total offspring of all the females tested are taken together we get 877 granddaughters, 566 non-singed and 218 singed grandsons of the mosaic.

The test presented in Table 3 shows moreover, that the new mutation is not allelomorphic to forked, since all the daughters had normal wild-type bristles. The fact that singed sons appeared among the offspring demonstrates that some of the females fertilized were

TABLE 2. P_1 ; $bl\ pr\ cu\ \text{♀♀} \times Sk\ cu\ \text{♂}$, exception. F_1 ; $14\ bl\ pr\ cu\ \text{♀♀}$ ex $2702 \times Sk\ cu\ \text{♂♂}$, (mass culture).

July 3, 1922	Females		Males			
	$bl\ pr\ cu$	$Sk\ cu$	$bl\ pr\ cu$	$Sk\ cu$	$bl\ pr\ cu\ sn$	$Sk\ cu\ sn$
2714	29	61	15	55	5	6

TABLE 3. P_1 ; $bl\ pr\ cu\ \text{♀♀} \times Sk\ cu\ \text{♂}$, exception. $16\ F_1\ Sk\ cu\ \text{♀♀} \times w^e\ v\ f\ \text{♂♂}$; mass culture. (In the classification the Sk character is disregarded).

July 3, 1922	Females	Males	
	+	+	sn
2713	125	74	53

heterozygous for the new mutant gene. If this gene were allelomorphic to forked we would therefore have obtained some daughters that show a bristle alteration, since the fathers used in this cross were forked.

V. THE SOMATIC MUTATION AN ALLELOMORPH OF SINGED, (*Singed*³).

It has been mentioned above that two previously known sex-linked recessives, viz., singed (at 20,⁹) and an allelomorph of forked, called forked⁴ (at 56,⁵) both produce bristle and hair alterations strikingly similar to those produced by the new mutant gene here described. When it had been demonstrated through the test just mentioned, that the new mutation was not allelomorphic to forked, there was every reason to believe, that we were dealing with a reappearance

through new mutation of the old singed gene or with an allelomorph thereof. Whether this was the case could be ascertained by mating the new mutant to old singed individuals and by determining the locus of the new recessive through linkage experiments. Both these tests were carried out.

Six females from C. 2703, Table 1, were crossed to singed males from the old singed stock. We know that half of the daughters in this culture are heterozygous for the new mutant gene, since half of their brothers showed the corresponding character. Some of the females resulting from this mating are accordingly expected to manifest a bristle and hair alteration, if the two genes are allelomorphic. They will namely have the old singed gene in one X-chromosome and the new allelomorph in the other. The culture gave 62 wild-type ♀♀,

TABLE 4. P_1 : crossveinless cut^6 ♀♀ \times new singed (sn^3) ♂♂. B. C. F_1 wild type ♀, $\left(\frac{cv\ ct^6}{sn^3}\right)$, \times crossveinless cut^6 ♂♂.

July 24, 1922	F e m a l e s				M a l e s					
	0		1		0		1		2	
	+	$cv\ ct^6$	cv	ct^6	$cv\ ct^6$	sn^3	$cv\ sn^3$	ct^6	$cv\ ct^6\ sn^3$	+
2743	64	52	8	7	54	66	9	7	1	0
2744	88	95	7	11	82	107	8	6	1	0
Total	152	147	15	18	136	173	17	13	2	0

22 singed ♀♀, 39 wildtype ♂♂ and 18 singed ♂♂ (C. 2724, July 14, 1922). The converse cross of a female heterozygous for the old singed gene and in addition for the sex-linked recessive fused (fu , at 59.5, fused veins) \times new singed males gave wild-type and sn females; $sn\ fu$, sn and fu males, (C. 2758, Aug. 9, 1922).

Thus it was clear that the two genes were allelomorphic. The old singed-new singed compound (in the females) looked entirely like both the old singed and the new singed character. It seemed therefore probable that the two genes were identical.

The result of the linkage tests is presented in Table 4. Females homozygous for the recessive sex-linked mutant genes crossveinless (cv , at 13.5; fifth crossvein lacking) and cut (ct^6 , an allelomorph of ct , cut wings, at 20.0) had been crossed to new singed males. Two heterozygous daughters were now back-crossed to $cv\ ct^6$ males. As

seen from the Table, (Table 4), 2 cross-overs between ct^6 and the new gene were obtained in a total of 341 males, which gives 0,6 % of crossing-over between these loci. The constitution of the male cross-overs prove that the new mutant gene is located to the right of cut. Its locus is accordingly, based on this test, at 20,6, which is in perfect accordance with the locus of the old singed gene, (at 20,9).

Among the characteristics of the old singed mutant is also a complete sterility of the homozygous singed females (MOHR, 1922). This sterility is due to a defective condition of the eggs, which is accompanied by a constant change in their form. It was therefore expected that the females homozygous for the new singed gene would likewise be sterile. When such females were crossed to new singed or to unrelated males they proved, however, in striking contrast to the old singed females, to be of normal fertility. Thus, for instance, a mating of a homozygous new singed female to wild-type males gave 112 wild-type daughters and 102 singed sons (C. 2739). And a pure stock could be maintained unselected without any difficulty.

It was of interest to see, whether the eggs of the homozygous new singed females showed any somatic alteration, and two such females were therefore crossed to new singed and to wild-type males respectively, and isolated in glass tubes with banana-agar culture media. On the following day one of these females had laid 10, the other 7 eggs, which on careful examination were found to be normal in every respect.

When this striking difference between the old singed and the new singed gene, which both cause the same external character change, had been detected, it seemed of importance to ascertain, whether the old singed-new singed female compound was sterile or not. Females, which carried the old singed and the fused gene in one X and the new singed gene in the other were therefore crossed to wild-type and to new singed males respectively, and it was found that the compound was of normal fertility. Thus, the latter cross gave 29 singed females; 23 singed fused and 17 singed males (C. 2768). An examination of the eggs, like the one mentioned above, was also in this case carried out. Two compound females, which were brought into separate test tubes, had on the following day laid 12 and 17 eggs respectively, all of which were perfectly normal.

Thus, in spite of the fact that the old and the new singed mutants externally looked entirely alike, it was nevertheless clear from the fertility tests of the females, that they were not identical, but only

allelomorphic. This fundamental difference between the old singed and the new singed females with regard to fertility, probably means that the old singed gene in homozygous females, in addition to the external character changes, also produces internal alterations which prevent the development of normal eggs, alterations which are not produced by the new allelomorph.

Finally, the fact that the new mutant gene is not identical with the old singed gene but an allelomorph thereof proves abundantly clear, that the origin of the bristle alteration in the mosaic here described can not be explained in any way as due to contamination. We are dealing with an entirely new, previously unknown mutation.

Two independent mutations in the singed locus, which both caused sterility of the homozygous females, have earlier been described by the author. The somatic mutation here recorded, being number three in the series, was accordingly called »singed³» (*sn*³).

VI. DISCUSSION.

The tests presented above prove conclusively that the character change found in the exceptional male was due to a recessive sex-linked mutation. This mutation was not identical with but allelomorphic to the old singed mutation.

As to the stage in the life cycle at which the mutation arose, we know with certainty that the event which produced the change in the singed locus must have taken place after the fertilization of the egg. The zygote received an unmutated maternal X-chromosome. This is demonstrated by the fact that about half of the individual had normal bristles and hairs. Since a large region of the body was singed³, it seems clear that the mutation must have occurred in one of the very early cleavage nuclei. The roughly bilateral distribution of the singed³ and the wild-type regions favors the view that the mutation arose in one of the daughter X's of the dividing egg nucleus, or, shortly afterwards, in one of the two-cell stage nuclei.

The tests indicated further that one of the testes of the mosaic was built up of cells which had received the singed³ X, while the other had the normal, unmutated X-chromosome. This seems also to be in good accordance with the fact that exactly half of the abdominal epidermis, including half of the external genitalia, was singed³ and the other half normal.

The latter result differs from the one reached by MORGAN and

BRIDGES in *Drosophila* gynandromorphs (1919). In some 20 cases these authors found through dissection that in flies whose epidermal parts were sex-mosaics, the gonads were the same, *i. e.*, both gonads were ovaries or both were testes. Even in bilateral types the two gonads were alike. This is taken to mean that both gonads in *Drosophila* are derived from one and the same common epidermal-germinal nucleus, while with regard to the male here studied the most natural explanation seems to be that one testis is derived from one of the two daughter cells of the dividing egg, and the other testis from the other. It is, of course, thinkable that one of the two members belonging to the two-cell stage is the common epidermal-germinal cell mentioned. And if the singed mutation occurred in one of the two daughter X's of this cell, we could also account for the result reached by the genetic test of the mosaic. But this assumption would mean that of the four members of the four-cell stage one was used for the formation of the singed³ part of the individual, including one of the testes, while the three others were used for the formation of the rest of the mosaic, including the other testis. If this were the case we would, however, in view of the experiences from gynandromorphs, expect the non-singed³ part of the mosaic to be considerably larger than the singed part, and here we are dealing with a roughly bilateral individual, — though attention may in this connection be called to the fact that the wild-type character of practically the entire head represents a shifting of the bilateral symmetry in favor of the non-singed³ part.

It will be noticed that there is the possibility that non-virginity of one of the *bl pr cu* females, by aid of which the *Sk cu* character of the mosaic was controlled, may account for the result here discussed. These females were derived from a culture in which half of the individuals were *bl pr cu* and the other half *Sk cu*. If one of the females used were fertilized beforehand, she would, of course, give only non-singed³ grandsons, and there was not means of distinguishing her grandsons from those of the singed³ mosaic.

Full attention was paid to this source of error when the test of the mosaic was carried out, and in order to be absolutely certain three additional females from the homozygous *w^e v f* stock were, as mentioned above, given to the mosaic on the second day. By this double mating method any mistake due to non-virginity of the females would be absolutely excluded, since these females would, if not virgin, give *w^e v f* offspring and, if fertilized by the mosaic, give

non-curved daughters and w^c v f sons. Unhappily enough the offspring obtained in this cross (C. 2702; p. 150) proved that the mosaic, who died by accident shortly afterwards, had not fertilized any of these control females.

It is very unlikely indeed that the possibility here mentioned has actually been realized. Not only are, when binocular is used, mistakes as to the virginity of the females after some training so rare as to be practically excluded. But also the result of the crosses speak against it. Thus, the striking 1 : 1 ratio between *bl pr cu* and *Sk cu* individuals in C. 2702 demonstrates that the possibly non-virgin female must have been fertilized by a *Sk cu* male, like the mosaic, though *bl pr cu* males were in the stock bottle equally numerous. Moreover, the ratio between the non-singed³ and the singed³ grandsons speaks against the validity of this explanation, since they indicate that the number of eggs previously fertilized and laid by the supposed non-virgin female must have been practically equal to the total number of eggs later fertilized by the mosaic. Such a coincidence is very unlikely indeed.

Thus, the author does not doubt that all the females used in the test were virgin, but it must be granted, that the early death of the mosaic caused a gap in the genetic demonstration of this fact.

It might be thought that the apparent inconsistency between the result obtained by the test of the mosaic and the one derived from the study of gynandromorphs might be due to the special conditions present in the latter. It was thinkable that in the sex-mosaics anlage for the formation of both female and male gonads may be present in the early embryonic stages, but that one of the two is suppressed in the course of the later development, leaving the other to form both gonads. However, this explanation seems not very likely, since we know from BRIDGES' studies of triploid intersexes (1921) that one testis and one ovary may in *Drosophila* be present at the same time in the adult individual.

It is known that in some insects the germ cells of the ovary or testis arise from a single cell (see MORGAN and BRIDGES, 1919), but that in other insects the gonads develop from a group of cells. In the latter case it would be possible for some of the germ cells to have arisen from one of the first two segmentation nuclei and some from the other. It should in this connection be recalled that several bilateral gynandromorphs are known, for instance in Lepidoptera, in which both testes and ovaries were present.

The embryology of *Drosophila* has in this respect not yet been worked out. In a general sense it must be added, — as also emphasized by the authors mentioned — that some reservation is necessary when it is a question of deductions from the distribution of characters in mosaics and gynandromorphs to the distribution of segmentation nuclei, as long as our knowledge as to the destiny of the cells derived from different embryonal anlage (ventral plate, imaginal plates) is still defective. Our lack of exact knowledge as to this point may account for the apparent inconsistency here discussed.

— Attention should finally be called to the fact that cases like the one here described to a certain extent modify the familiar conception of the mutation as a *hereditary* change in the genotype. Mutational changes can, of course, only be inherited if they occur in the germ tract or in the common germinal-somatic blastomeres. If entirely identical genotypical changes occur in a purely somatic cell there is no possibility of their being inherited. They can here be transmitted only to the somatic daughter cells through ordinary cell division. A mutation is a change in the genotype of a cell due to causes other than ordinary segregation and recombination of genes. Whether this change can be inherited or not is of no importance for the definition.

SUMMARY.

1. A striking case of somatic mutation has been described. The mutation, *singed*³, which produces a very typical curling of all the bristles and hairs, appeared in a mosaic found in a II-chromosome stock bottle.

2. The mosaic had normal male sex characters. The entire left half of the individual, except for the head, was *singed*³ in contrast to the right half, including the head, which had normal wild-type bristles and hairs. The border line separating the *singed*³ and the normal regions could be controlled in every detail. It followed the median plane, except on the dorsal side of the thorax, where the mutant zone proceeded over the median line, including the upper half of the right lateral surface of the thorax. From here the *singed*³ region continued along the collum to the head, where a narrow, ventro-lateral plate (the bucca) had *singed* hairs and bristles on the right side.

3. The mosaic was fertile, and tests proved that the mutant

character change mentioned was due to a sex-linked recessive, which had the same locus as the old sex-linked recessive *singed* (at 20,⁹). Somatically the two mutants look entirely alike.

4. Females homozygous for the old *singed* gene are absolutely sterile and lay defective eggs. Homozygous *singed*³ females were found to be of normal fertility, and their eggs were normal. Thus the two genes are not identical, but allelomorphic. The *singed-singed*³ female compound is also of normal fertility and lays normal eggs.

5. The fact that we are dealing with a new, previously unknown, allelomorph of *singed* proves conclusively that the character change found in the mutant part of the mosaic can not be due to contamination. This was also demonstrated by aid of the II-chromosome mutant genes present in the mosaic.

6. It is conclusively demonstrated that the event which produced the *singed*³ mutation occurred after the fertilization of the egg, in one of the very early cleavage nuclei, probably in one of the daughter *X*'s of the dividing egg, or shortly afterwards, in one of the two-cell stage nuclei.

7. When the daughters of the mosaic were outcrossed about half of them transmitted the *singed*³ mutant gene to half of their sons. The other gave only wild-type sons. Thus, in the mosaic one testis was derived from a cell which had received the *singed*³ *X*, while the other, or part of it, belonged to the wild-type portion of the individual. This seems to indicate that one testis was derived from one of the two daughter cells of the dividing egg, and the other testis from the other daughter cell, a conclusion which is apparently not in accordance with the results derived from the study of gynandromorphs. This point is discussed.

8. Attention is called to the bearing of cases like the one here described on the mutation conception in general.

LITERATURE CITED.

1. BREITENBECHER, J. K. 1922. Somatic mutations and elytral mosaics of *Bruchus*. *Biol. Bull.* Vol. XLIII: 10—22.
2. BRIDGES, C. B. 1919. The developmental stages at which mutations occur in the germ tract. *Proc. Exp. Biol. and Med.* Vol. XVII: 1—2.
3. — 1921. Triploid intersexes in *Drosophila melanogaster*. *Science*, N. S., Vol. LIV, No. 1394: 252—254.
4. EMERSON, R. A. 1922. The nature of bud variations as indicated by their mode of inheritance. *The Amer. Nat.*, Vol. LVI, No. 642: 64—79.

5. MOHR, O. L. 1922. Cases of mimic mutations and secondary mutations in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. Abst. Vererb., Bd. XXVIII, Heft 1: 1—22.
 6. MORGAN, T. H. and BRIDGES, C. B. 1919. The origin of gynandromorphs. *Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 278*: 1—122.
 7. MULLER, H. J. 1920. Further changes in the white-eye series of *Drosophila* and their bearing on the manner of occurrence of mutation. *Journ. Exp. Zool.*, Vol. 31, No. 4: 443—473.
 8. STURTEVANT, A. H. 1921. Genetic studies on *Drosophila simulans*. II. Sex-linked group of genes. *Genetics*, Vol. 6, No. 1: 43—64.
-

BILDEN CHROMOSOMENKONJUGATION, MENDELSPLATUNG UND FERTILITÄT BEI SPEZIESBASTARDEN EINEN DREIBUND?

VON HARRY FEDERLEY

HELSINGFORS, FINLAND

Vorläufige Mitteilung

(With a summary in English)

DIE noch in dem ersten Dezennium dieses Jahrhunderts von vielen hervorragenden Genetikern mit grosser Skepsis und sogar mit einem gewissen Misstrauen betrachtete Richtung, die bestrebt war die experimentellen und die zytologischen Untersuchungen in der Vererbungswissenschaft parallel nebeneinander fortgehen zu lassen, hat sich aufs Glänzendste als eine sehr fruchtbare bewährt. In erster Linie haben wohl MORGAN und seine *Drosophila*-Schule dazu beigetragen diese Forschungsrichtung zum Durchbruch zu bringen. Aber auch Untersuchungen über das Verhalten der Chromosomen bei Speziesbastarden, bei parthenogenetischen und hermaphroditischen Formen sowie vor allem die Klarlegung ihrer Rolle bei der Geschlechtsbestimmung haben die Zweifel an die Berechtigung des Heranziehens der Chromosomen zur Lösung genetischer Probleme verschwinden lassen. Der Umstand, dass die Haplonten neuerdings mit besonderer Vorliebe zum Gegenstand rein mendelistischer Versuche gemacht werden, beweist ebenfalls, dass bei den Mendelisten die Chromosomenverhältnisse immer mehr und mehr Berücksichtigung finden. Noch 1918 konnte HARTMANN darauf hinweisen, dass nur drei Haplonten zu den Versuchen der Genetiker mit herangezogen worden waren, und er sah mit Recht in diesen drei Versuchsserien den tatsächlichen Beweis dafür, dass die Mendelsplattung bei der Reduktionsteilung stattfindet, wie man es aus rein theoretischen Gründen schon früher angenommen hatte.

Inzwischen ist eine beträchtliche Anzahl haploider Organismen in dem Bereiche der vererbungswissenschaftlichen Versuche mit hineingezogen worden, und die Resultate dieser Versuche erlauben auch nur eine Deutung, dass die Konjugation der Chromosomen eine unerlässliche Bedingung für die Spaltungen ist. Ich erinnere hier nur an die

vielversprechenden Experimente von WHITING an der parasitischen Wespe *Hadrobracon brevicornis*, deren Männchen Haplonten sind, und auf dem botanischen Gebiet an die Versuche mit Moosen und Laubmoosen.

Es gibt jedoch auch eine andere Möglichkeit die Bedeutung der Chromosomenkonjugation und der darauf folgenden Reduktion für die Mendelspaltung zu prüfen. Schon vor vielen Jahren (FEDERLEY, 1916) habe ich auf diese hingewiesen; es wurde mir jedoch möglich erst 1921 die geplanten Versuche anzustellen. Auch heute liegen nur ganz anspruchslöse Vorversuche in geringem Masstabe vor, deren Resultate denoch verdienen dürften kurz mitgeteilt zu werden.

Bei meinen seit vielen Jahren betriebenen umfassenden Artbastardierungen mit Lepidopteren gelang es mir nur ein einziges Mal einen F_2 -Falter zu erhalten, und auch die Rückkreuzungen ($F_1 \text{ ♀} \times P_1 \text{ ♂}$ sowie $P_1 \text{ ♀} \times F_1 \text{ ♂}$) ergaben in der Regel keine oder nur vereinzelte Nachkommen. *Diesen Speziesbastarden fehlte also die Fertilität vollständig oder sie war sehr gering.*

Die totale oder partielle Sterilität der Bastarde erschwerte selbstverständlich in hohem Grade die Analyse der Vererbung. Die wenigen Rückkreuzungen, die eine einigermaßen zahlreiche Zucht ergaben, erlaubten uns dennoch einen Einblick in den Vererbungsmodus zu erhalten. Es stellte sich hierbei heraus, dass die Merkmale sich meistens ganz anders als bei einer mendelschen Vererbung verhalten; und dass der Modus eher als ein konstant-intermediärer bezeichnet werden konnte.

Den Schlüssel zu diesen verwickelten Vererbungsverhältnissen ergab eine Untersuchung der Chromosomen während der Spermatogenese der Bastarde. In einem Bastard $A \times B$ zeigen die vereinigten artfremden A- und B-Chromosomen nicht die genügende Affinität um bei der Bildung der Samenzellen wie bei den reinen Arten miteinander zu konjugieren. Sie konnten in den Äquatorialplatten beider Reifungsmitosen als ungepaart nebeneinander liegend nachgewiesen werden. Da sie sich in beiden Reifungsmitosen äquationell teilen, so erhalten alle Spermatozoen des Bastards sämtliche Chromosomen der Elternarten A und B. Wird nun ein solches Spermatozoon von der Chromosomengarnitur AB mit einem Ei beispielsweise der Art A vereinigt, so entsteht ein triploider Organismus AAB, der also eine diploide Chromosomengarnitur der Art A und eine haploide solche der Art B besitzt. Bei der Spermatogenese dieses Triplonten findet in der diploiden A-Chromo-

somengarnitur eine Konjugation mit nachfolgender Reduktion statt, wogegen die haploide *B*-Garnitur sich äquationell teilt. Also bildet der Bastard aus der Rückkreuzung wieder lauter Samenzellen von der Formel *AB*, ganz wie der F_1 -Bastard.

Auf Grund dieser direkt beobachteten Chromosomenverhältnisse war es also möglich die zunächst befremdend wirkenden Resultate der Experimente zu erklären. Wenn man sich die Erbfaktoren als in den Chromosomen lokalisiert denkt, und wenn weiter alle Gameten der F_1 -Individuen unter einander gleich sind und dazu sämtliche Faktoren der beiden Elternarten enthalten, so kann ja eine Mendelspaltung gar nicht erwartet werden. Es erschien somit logisch aus dem Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Speziesbastarde den Schluss zu ziehen, *dass die Mendelspaltung eine Chromosomenkonjugation erfordert.*

Die anomale Entwicklung der Gameten der F_1 -Individuen brachte uns aber auch dem Verständnis der Frage von den Ursachen der Sterilität der Artbastarde näher. Es schien nämlich durchaus berechtigt die ausgebliebene Konjugation und die hierdurch veranlasste Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht nur für die nicht spaltende Vererbung sondern auch für die Sterilität wenigstens zum Teil verantwortlich zu machen.

Die Resultate dieser Untersuchungen liessen nun weiter die Vermutung zu, dass wenn man einen typischen Speziesbastard entdecken würde, bei dem die zusammengebrachten Chromosomen der Elternarten normal miteinander konjugierten, so wäre die Aussicht vorhanden *erstens* fertile F_1 -Individuen und demzufolge auch eine individuenreiche F_2 -Generation zu erhalten und

zweitens in der F_2 -Generation eine typische Mendelspaltung feststellen zu können.

Und damit wäre also der indirekte Beweis dafür gebracht, dass die Spaltung mit der Reduktionsteilung zusammenfällt.

Einen Bastard, der diese Bedingungen erfüllt, entdeckte ich 1914 in *Chaerocampa porcellus* L. \times *Ch. elpenor* L. Die Eltern sind beide von LINNÉ beschrieben, müssen also als gute Arten gelten. Von vielen Systematikern werden sie sogar zu verschiedenen Gattungen gezogen. Der Mischling ist also zweifelsohne ein Speziesbastard, ja, man könnte ihn sogar einen »Genusbastard« nennen.

Meine Untersuchungen (1916) ergaben, dass die Spermatogenese bei diesem Bastard vollständig normal ohne jede morphologisch bemerkbare Störung verläuft. Der Bastard hat wie die beiden Eltern-

arten bei den Reifungsteilungen 29 Chromosomen. Es haben somit sämtliche *porcellus*- und *elpenor*-Chromosomen miteinander konjugiert. (Vgl. nebenstehende Abbildung.) Nicht nur die beiden Reifungsmitosen, sondern auch die Spermiogenese im engeren Sinne, machten beim Bastard einen durchaus normalen Eindruck.

Ein Referent (SEILER, Archiv für Zellforschung, Bd. 15) hat die Vermutung ausgesprochen, dass bei meiner Untersuchung eine Ver-

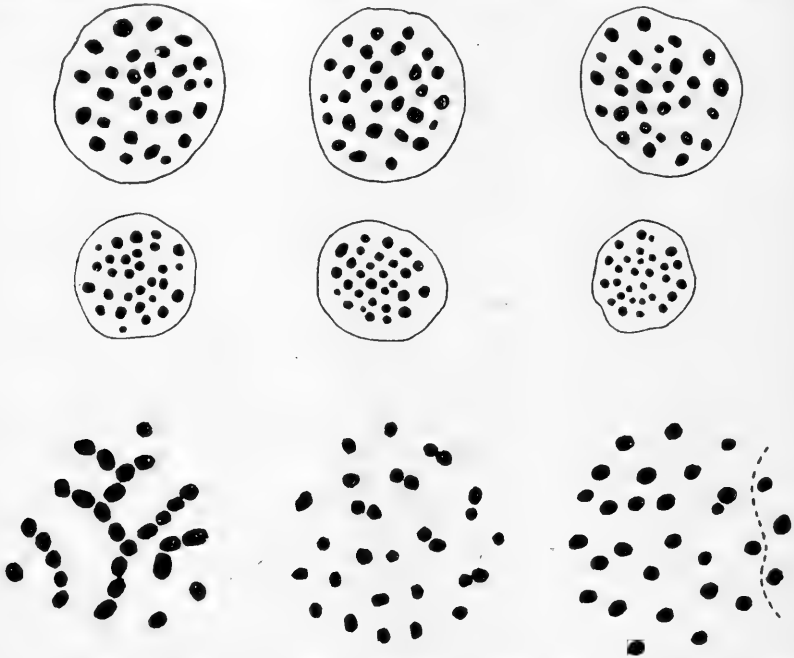


Fig. 1. Äquatorialplatten von Spermatozyten erster Ordnung (oben) und zweiter Ordnung (in der Mitte). Oozytenplatten der ersten Reifungsmitose (unten). Links: *Chaerocampa porcellus*, rechts: *Ch. elpenor*, in der Mitte: *Ch. porcellus* \times *elpenor*. Alle Platten enthalten 29 Chromosomen. Mit Zeiss' apochr. Imm. 1,5 mm, Komp. Oc. 12, bei 160 mm Tubuslänge auf Objektischhöhe gezeichnet.

wechselung vorliege, d. h. dass der von mir untersuchte Hoden gar nicht dem Bastard angehörte. Wenn er meine Beschreibungen über das Material (1916, S. 8) gelesen hätte, hätte er sich diese unbegründete Annahme ersparen können. Ich habe nämlich ausdrücklich hervorgehoben, dass der einzige von mir untersuchte Testis der lebenden Puppe entnommen wurde, dass diese Puppe die Kastration überstand und später einen etwas verkrüppelten Falter lieferte. Dieser erwies sich als ein typischer Bastard. Das Exemplar befindet sich noch in meinem Besitz.

Leider wurde es mir erst 1921 möglich die Bastardierungen *porcellus* \times *elpenor* wieder aufzunehmen. Ich hoffte bei den erneuten Versuchen eine genügend grosse F_2 -Generation zu erhalten um die hier aufgeworfenen Fragen beantworten zu können. Ehe ich aber über die Resultate der Versuche berichte, möchte ich noch die zytologischen Angaben aus dem Jahre 1916 ergänzen.

Da die Richtigkeit meiner Darstellung von der Spermatogenese des uns interessierenden Bastards bezweifelt worden war und da es sowieso wünschenswert erschien die bloss an einem Hoden konstatierten Chromosomenverhältnisse auch an anderen Individuen zu bestätigen, fixierte ich im Sommer 1921 den Testis einer zwei Wochen alten Puppe. Leider hatte ich diesmal nicht das Glück eine Puppe zu wählen, die nach 3—4 Wochen den Falter ergeben hätte, sondern eine überwinternde. (Ein Teil der männlichen Puppen entwickelt sich nämlich schon im Herbst, ein anderer überwintert.) Der von mir fixierte Testis enthielt deshalb noch keine Reifungsmitosen sondern lauter Spermatogonien und Spermatozyten am Ende des Wachstumsstadiums und war also für meine Zwecke unbrauchbar.

In meinen früheren Zuchten hatte ich nicht Gelegenheit gehabt die Oogenese unseres Bastards zu untersuchen. Ich fixierte deshalb die Ovarien zweier Weibchen. Diese Ovarien machten in anatomischer Hinsicht einen völlig normalen Eindruck, und ihr Eierschatz war ein sehr reichlicher. Die zytologische Untersuchung zeigte nun auch, dass das Verhalten der Chromosomen, wie zu erwarten war, ein normales ist. Wie die Abbildung zeigt, enthält die Oozytenplatte der ersten Reifemitose 29 Chromosomen, wie dies auch bei den Weibchen der Elternarten der Fall ist. Hiermit war also festgeschlagen, dass nicht nur die Spermatogenese sondern auch die Oogenese in bezug auf das Verhalten der Chromosomen völlig normal erscheint.

Wir sind jetzt bereit uns den Kreuzungsversuchen zuzuwenden. Die Bastardierungen zwischen *porcellus* und *elpenor* wurden von Herrn KURT JOHN in Altenburg angestellt. Es war meine Absicht die Kreuzungen selber auszuführen, ich konnte jedoch kein Material von *porcellus* erhalten. Meine *elpenor*-Puppen sandte ich deshalb an Herrn JOHN und erhielt sodann die von *elpenor*-Samen befruchteten *porcellus*-Eier.

Von den 30 Eiern ergaben 26 Raupen. 2 Raupen starben als ganz klein, die 24 übrigen gediehen vorzüglich und ergaben alle kräftige Puppen, 15 weibliche und 9 männliche. Es galt also nun die ausgeschlüpfenden Falter zur Paarung zu bringen um die F_2 -Generation zu

erhalten. Die Aufgabe ist jedoch keine ganz einfache, denn die beiden Geschlechter entwickeln sich zeitlich sehr verschieden, wie dies bei Artbastarden öfter der Fall ist. Die weiblichen Puppen ergeben die Falter schon nach etwa 2 Wochen, die männlichen dagegen erst nach ca 4 Wochen oder sogar erst nach der Überwinterung im nächsten Frühjahr. Von meinen 9 Puppen männlichen Geschlechts entwickelten sich nur 2 sofort, die übrigen überwinterten. Durch Treiben der männlichen Puppen in einem sehr warmen, der Sonne ausgesetzten Zimmer und gleichzeitiges Zurückhalten der Entwicklung der weiblichen Puppen durch deren Aufbewahrung im Freien während des Spätsommers, wenn die Nächte im Norden schon kalt sind, gelang es mir ein gleichzeitiges Ausschlüpfen der beiden Männchen und der Weibchen zu erzielen. Ich erhielt auch eine Kopula. Leider legte das Weibchen nur 11 Eier ab, ehe es starb. Alle Eier entwickelten sich anfangs ganz normal, aber nur 5 Raupen hatten die Kraft die Schale zu durchnagen. Von den ausgeschlüpften Raupen starben schliesslich alle, die letzte erst bei der Verpuppung. Ob die Bastardkonstitution oder das schlechte Futter im Spätherbst den frühzeitigen Tod der Raupen hervorrief, wage ich nicht zu entscheiden; vermutlich wirkten, wie meistens, endogene und exogene Ursachen zusammen.

Das Resultat war kein glänzendes, es zeigte jedoch, dass unter günstigeren Verhältnissen eine F_2 -Generation vielleicht dennoch zu erhalten ist und vor allem ermunterte es mich die Rückkreuzungen mit den Bastardmännchen im nächsten Frühjahr anzustellen. Leider stiess ich auch hier auf Schwierigkeiten, indem die Bastardmännchen weit früher ausschlüpfen als die Elternarten. Es gelang mir deshalb nur das zuletzt ausgekrochene Bastardmännchen mit einem *porcellus*-Weibchen zu kreuzen. Dieses Weibchen legte 38 Eier ab, wonach es durch ein Versehen getötet wurde. Alle Eier entwickelten sich gut und ergaben auch alle Raupen. Die Räupchen verliessen die Eier ganz normal und frassen auch die leeren Eierschalen, wie dies unter den Sphingidenraupen gewöhnlich ist. Ich hegte schon die Hoffnung eine genügend grosse Anzahl Individuen zu erhalten um die Spaltung in verschiedenen Entwicklungsstadien feststellen zu können, als ich zu meiner grossen Enttäuschung bemerkte, dass die Räupchen nicht ans Futter gingen, sondern nur unruhig herum krochen, bis sie nach einem oder zwei Tagen zu Grunde gingen. 7 Raupen fingen dennoch an zu fressen und machten alle die erste Häutung durch, starben aber später in verschiedenem Alter mit Ausnahme einer einzigen, die eine weibliche Puppe ergab.

Um möglicherweise einen Einblick in die Ursachen der fehlenden Lebensfähigkeit der Raupen zu erhalten, wurden zwei Individuen fixiert, nachdem man von ihrem unruhigen Umherlaufen darauf schliessen konnte, dass sie nicht ans Futter gehen würden. Da sie in ihren Bewegungen vollständig normal waren und im Umherkriechen sogar grosse Energie entwickelten, die durchaus nicht auf eine herabgesetzte Lebenskraft deutete, lag die Vermutung nahe, dass der Tractus intestinalis irgendwelche Abnormitäten aufweisen würde. Die Schnittserien der Raupen erbrachten jedoch keine Unterstützung dieser Annahme. Im Gegenteil, der Darm schien völlig normal zu sein. Er war von abgenagten Fragmenten der Eierschale gefüllt, und es war auffallend, dass diese schon zum Teil verdaut waren. Der hintere Teil des Mitteldarms bot das charakteristische Bild eines sezernierenden Epithels dar. Es fragt sich, weshalb die Raupe, die die Kraft hatte die harte Eierschale abzunagen und sie sogar ganz zu verzehren und deren Darm das sicher weit schwerer verdauliche Chorionin zu verdauen vormochte, nicht im Stande war die jungen und ganz dünnen Blätter von *Epilobium angustifolium* abzunagen und zu assimilieren. — In anatomisch-histologischer Hinsicht schien die Raupe auch sonst ganz normal zu sein. Wir müssen uns also damit begnügen die fehlende Fresslust als einen Ausschlag mangelnder Harmonie zwischen den Erbfaktoren zu betrachten. Es können ja bestimmte Kombinationen von Erbfaktoren (Lethalfaktoren) die Lebensfähigkeit mehr oder weniger beeinträchtigen. Nach dem günstigen Resultat bei der Kreuzung *porcellus* ♀ \times *elpenor* ♂ kommt es uns jedoch rätselhaft vor, dass der in bezug auf die Chromosomen äusserlich vollständig normale Samen des F_1 -Bastards eine so erheblich weniger lebenskräftige Brut mit dem *porcellus*-Ei bildet als der reine *elpenor*-Samen. Wir stehen hier noch weit von einer befriedigenden Erklärung.

Obgleich meine Bemühungen eine F_2 - und eine ($P_1 \times F_1$)-Generation zu erhalten diesmal nicht gerade sehr ermunternd ausfielen, so zeigten sie dennoch, dass der Ausgangspunkt der Versuche und der eingeschlagene Weg die Richtigen waren. Dass man in einer F_2 -Generation eines typischen Artbastards fast 50 % Raupen erhält, dürfte wohl als ein selten günstiges Resultat bezeichnet werden können. Und ebenso ist das Ausschlüpfen sämtlicher Raupen aus den 38 abgelegten Eiern in einer Rückkreuzung etwas aussergewöhnliches.

Wenn wir also jetzt nach den ersten vorläufigen Versuchsergebnissen die erste der von uns aufgestellten Fragen, ob die Konjugation der Chromosomen für die Bildung entwicklungs- und befruchtungsfähiger

Keimzellen notwendig ist, beantworten wollen, so muss die Antwort durchaus bejahend ausfallen. Die Chromosomenkonjugation ist jedoch nicht die einzige Bedingung, es müssen offenbar ausserdem noch andere erfüllt werden, von denen wir bis jetzt so gut wie garnichts wissen.

Wir kommen sodann zu der zweiten Frage: Konnte an den Raupen der F_2 -Generation und der Rückkreuzung irgendwelche Zeichen einer unzweideutigen Spaltung nachgewiesen werden?

Für Beobachtungen in dieser Beziehung ist das Material ausserordentlich günstig, indem schon die neu ausgeschlüpften Räumchen der beiden Elternarten sehr verschieden sind, und man demzufolge trotz der späteren grossen Sterblichkeit der Raupen dennoch in der Lage ist gewisse Merkmale an relativ zahlreichen Individuen zu studieren. Ich habe meine Aufmerksamkeit in erster Linie auf das auffallendste Merkmal, das Horn auf dem elften Körpersegment der Raupe, gerichtet gehabt.

Die junge *elpenor*-Raupe besitzt ein *sehr langes, fast schwarzes Horn*, wogegen die *porcellus*-Raupe auf dem Platze des Horns nur eine *kleine, bräunlich gefärbte Erhöhung* trägt.

Die F_1 -Raupen erinnern sehr an den *elpenor*-Typus, der somit als der dominante bezeichnet werden kann. Das Horn kann zwar innerhalb enger Grenzen variieren und ist nicht selten ein wenig kürzer und heller als bei der reinen *elpenor*-Raupe, steht jedoch immer dieser viel näher als der *porcellus*-Raupe.

Alle 5 F_2 -Individuen trugen ein Horn, das im grossen und ganzen demjenigen der F_1 -Raupen recht ähnlich war, jedoch mit dem Unterschied dass es eine fast rein grüne Farbe besass. Untereinander waren alle Raupen gleich. Von einer Spaltung war also nichts zu sehen, was allerdings bei der geringen Zahl nicht viel besagt, da das Horn ja ein polyfaktorielles Merkmal sein könnte.

Mit grosser Spannung sah ich dem Resultat der Rückkreuzung entgegen. Da das lange *elpenor*-Horn in F_1 dominierte, hätte man ja in der Rückkreuzung mit dem rezessiven Elter *porcellus* eine deutlich sichtbare Spaltung erwartet, also teils Raupen mit einer kleinen konischen Erhöhung vom *porcellus*-Typus, teils solche mit einem langen kräftigen Horn wie bei *elpenor*, eventuell noch verschiedene Zwischenstufen unter der Voraussetzung, dass mehrere Faktoren im Spiele sind. Zu meinem grossen Erstaunen waren jedoch alle 38 Raupen einander ganz gleich und trugen alle das für die *porcellus*-Raupe charakteristische rezessive Merkmal: die kleine Erhöhung.

Die verhältnismässig grosse Anzahl Individuen dieser Zucht berechtigt uns zu der Annahme, dass das von uns studierte Merkmal, das Horn, nicht von spaltenden Faktoren hervorgerufen wird. Wir können also die zweite unserer Fragen von der Abhängigkeit der Spaltung von der Chromosomenkonjugation auf Grund unserer speziellen Beobachtungen nicht ohne weiteres bejahen. Wir wollen jedoch die Antwort ausschliesslich zu dem untersuchten Falle einschränken und sind weit davon entfernt behaupten zu wollen, dass die Konjugation und Reduktion der Chromosomen nicht der Spaltungsmechanismus wären.

Es verdient vielleicht in diesem Zusammenhange erwähnt zu werden, dass ein verwandter Bastard *Deilephila vespertilio* ♀ \times *euphorbiae* ♂ sowohl in F_2 als in Rückkreuzungen eine ganz unzweideutige Spaltung in bezug auf die Imagomerkmale zeigt, wie eine im Wiener Naturhistorischen Hofmuseum aufbewahrte Sammlung zahlreicher Individuen idealisch schön demonstriert.

Was nun den von uns erwähnten Spezialfall betrifft, so können wir ihn bis auf weiteres nicht erklären. Besonders schwerverständlich kommt uns das verschiedenartige Resultat in der primären und der Rückkreuzung vor. Wenn einmal die komplette haploide *elpenor*-Chromosomengarnitur die Kraft hat im *porcellus*-Ei die spezifischen *elpenor*-Merkmale bei der F_1 -Raupe zu realisieren, so würde man erwarten, dass von den F_1 -Spermatozoen wenigstens einige, die ja wohl in irgendeiner Weise den für die Entwicklung des Horns nötigen *elpenor*-Faktorenkomplexe in haploider Zahl besitzen dürften, es auch vermöchten. Dies scheint nun nicht der Fall zu sein. Eine befriedigende Erklärung gewinnt man auch nicht dadurch, dass man sich die Erbanlagen des Horns in das Plasma verlegt denkt, denn in beiden Fällen handelte es sich um *porcellus*-Eier, die ja keine *elpenor*-Faktoren enthalten können. Und durch das Heranziehen der Geschlechtschromosomen werden wir ebenso wenig aus unserem Dilemma verholten.

Wir stehen also vor einem Rätsel, das wohl nur durch erneuerte im grossen Masstabe angestellte Kreuzungsexperimente seiner Lösung näher gebracht werden kann. Leider ist die Beschaffung des für diese Versuche nötigen Materials nicht leicht. Im Sommer 1922 scheiterten meine Anstrengungen vollständig. Ich hoffe aber im nächsten Sommer das nötige *porcellus*- und *elpenor*-Material erhalten zu können um sodann 1924 die geplanten Kreuzungen auszuführen.

SUMMARY.

Non-conjugation of the chromosomes in the gametogenesis of species hybrids results in partial or total sterility in F_1 , and non-segregation in F_2 and in back-crosses.

In the species hybrid *Chaerocampa porcellus* ♀ × *Ch. elpenor* ♂ all the 29 *porcellus*-chromosomes conjugate with the 29 *elpenor*-chromosomes both in the spermatogenesis and in the oogenesis. In this case fertility in F_1 and segregation in F_2 and in back-crosses is consequently to be expected.

F_1 must also in its character of species hybrid be considered as extremely fertile.

The horn of the new-hatched larva of *elpenor* is very long and dark, that of *porcellus* is a raised wart. F_1 is very like *elpenor*. The 5 F_2 -individuals also possessed a long horn as F_1 . The 38 larvae of a back-cross *porcellus* ♀ × F_1 ♂ have all a *porcellus*-like small cone. Consequently segregation had not taken place as to this character.

The experiments will be continued.

ZITIERTE LITERATUR.

1. FEDERLEY, HARRY. 1916. Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Bd. 53 A, N:o 12, 17 S.
2. HARTMANN, MAX. 1918. Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Zeitschr. ind. Abst.- und Vererbgslehre. Bd. 20. S. 1—26.
3. WHITING, P. W. 1918. Sex-Determination and Biology of a Parasitic wasp, *Hadrobracon Brevicornis* (Wesmael). Biol. Bull. Vol. 34, p. 250—256.
4. — 1921 a. Studies on the Parasitic wasp, *Hadrobracon Brevicornis* (Wesmael). I. Genetics of an Orange-eyed Mutation and the Production of Mosaic from Fertilized Eggs. Ibid. Vol. 41, p. 42—54.
- 1921 b. II. A Lethal Factor Linked with Orange. Ibid. Vol. 41, p. 153—155.

THE SCOPE AND IMPORT OF GENECOLOGY

BY GÖTE TURESSON

INSTITUTE OF GENETICS, ÅKARP, SWEDEN

THE advance in the field of ecology has mainly taken place along two lines of research: the one has considered the individual organism as related to environment; the other has considered plant communities, or vegetation, from the same point of view. The modern terms *autecology* for the ecology of individuals or particular species, and *synecology* for the ecology of communities would seem to cover both lines of ecological inquiry. Leaving aside the question of synecology for the moment and concentrating our attention upon the functions of autecology, we at once become aware of the twofold aspect of this latter branch of study, viz. the ecology of the individual organism as well as of the *species*. It is one of the purposes of this paper to emphasize the distinction to be made between the two fields of inquiry contained in autecology and to point out the radically different nature of the problems involved in the respective fields.

The application of the fundamental idea of the distinction between modifications and hereditary variations in the field of autecology introduces a line of experimental study as yet almost totally neglected. Hitherto autecology has confined itself to a study of the modifications of organisms in response to different environmental factors, and the question of the hereditary variation in relation to habitat has remained experimentally almost unattacked. In fact, not only has the latter question been neglected but autecology has been pursued as if hereditary diversity within the particular species dealt with did not exist. It is clear that generalizations made from experiments with a limited number of individuals of a certain species in order to explain the behaviour and the distribution in nature of that species remain wholly or partly doubtful as long as the question of the hereditary variation within the species is left unconsidered. I have in a previous work (TURESSON, 1922 b) drawn attention to generalizations of this kind. In rare cases mention is made in autecological works also of hereditary variations within the species investigated, but the importance of such variations for ecology has very seldom been realized.

When it is found that the Linnean species is made up of a great number of hereditary forms, and when it is further established (TURESSON, 1922 a and b) that such hereditary forms are found in nature to be grouped into different types, or rather complex-types, confined to definite habitats, the necessity of an intensive study of the Linnean species and their habitat types, or »races», becomes pressing. It is evident that this study of the species and their hereditary habitat types as related to environment represents another phase of ecology than those previously studied. Its methods of attacking the problems must also be different. Our study necessitates the cultivation on a large scale under the same conditions of a great number of individuals of the species, collected in different habitats in nature, supplemented by breeding experiments. It seems appropriate for several reasons to denote this study of species-ecology by the term *genecology* (from the Greek »genos», race, and »ecology») as distinct from the ecology of the individual organism, for which study the old term autecology seems to be the adequate expression.

From the point of view of genecology the Linnean species represent a genetically complex community, the distribution and the composition of which is largely determined by the ecological factors and the genotypical constitution of the individuals composing the species-community. The Linnean species represents as such a much important ecological unit, to which unit the name *ecospecies* has been given by the present writer. The hereditary variation within the ecospecies and the relation of this variation to habitat conditions furnishes one of the most important problems in genecology. In the genecological work performed by the writer it has been shown that the ecospecies becomes differentiated into different hereditary types when distributed over an area presenting different habitats. This has been found to be true not only of ecospecies distributed over areas climatically different in North and South, or in East and West, but also of ecospecies confined within a limited geographical range, where topographical differences (for instance cliffs and sand dunes) alternate. In such areas there has also been found an alternation of the hereditary habitat types (cliff type and sand dune type) of the ecospecies. The term *ecotype* has been proposed by the writer to cover the ecological sub-unit of the ecospecies arising as a result of the differentiation of the species-population in response to particular habitat conditions. It is clear that common and widely distributed species furnish better objects for genecological studies than rare ones, where geographical isolation may complicate the

true interpretation of the facts. For further information as to the working principles I may perhaps be permitted to refer to my previous work on this topic.

The grouping in nature of individuals into ecospecies and ecotypes, representing various combinations of Mendelian factors, and the causes controlling this grouping, might thus be said to be the main objects of genecology. That the genecological units do not necessarily — and probably quite often do not — coincide with the units of the systematists is clear. The divergences are due to a large extent to different conceptions of the species. The point of view of the genecologist — that the species represent an intercrossing community, the members of which have secondarily become clustered in groups (viz. ecotypes) on account of the differentiating effect of environmental factors upon the genotypically heterogeneous population — is very different from the systematist's view of the species. From the point of view of traditional systematism a species is composed of a *forma genuina*, and deviations are subordinated under this type as varieties and forms of «less systematic» value. Apart from the untenability of this view, the supposed type may include a number of ecotypes, and several varieties may conversely be found as normal constituents forming parts in one and the same ecotype, as has been shown in my previous work. There is another point of divergence in the unit conception of genecology and systematism, viz. the tendency of the latter to split the species into smaller ones, thus creating a swarm of units which all rank as «species». From a genecological point of view this is to mistake the bricks of a building for the building itself. Only as long as these small «species» (elementary species, microspecies, vicarial species, etc.) represent ecotypes — a point which has to be investigated in each particular case — and only as long as they are presented as constituent parts of the community of individuals which we have called an ecospecies, do they tell us anything of the morphology of that community from a genecological point of view.

It is also evident that purely genetical units do not cover the genecological. It is, however, interesting to see how the genotype-conception is reflected in the species-concepts recently propounded by some geneticists (LOTSY, 1916 and 1922; HAGEDOORN, 1921). The genetical analyses of Linnean species brought the proof of the constancy of the genotype, which then became the real unit in genetics, while the Linnean species, being an aggregate of individuals with different genotypical construction, is still held to be a purely conventional concep-

tion. To transfer the species-concept to the pure line-concept on account of the constancy of the genotype, as is done by LÖRST, is at the same time to ignore the ecological side of the species problem, no matter what ideas LINNÆUS had as to the cause of the diversity within his species. These latter represent from our point of view, as stated above, ecological units of extraordinary importance. Thanks to its genetically heterogeneous nature the Linnean species is able to cover a vast region by responding genotypically to a wide range of different habitats within the region. It is by studying the phenomena of these responses and their resulting products, the ecotypes, that we should gain a knowledge of the origin of the genecological units.

A point of particular interest of genecology is afforded by the behaviour of species hybrids in nature. When it is found by experiment that individuals belonging to different Linnean species may be crossed and give — at least to a certain extent — fertile offspring, the question as to the causes of the rarity of such species hybrids in nature becomes acute. The distributional peculiarities of these hybrids, viz. their localization at isolated points within the region covered by the two species, their sporadic occurrence between the distribution areas of the two parent species, the tendency of certain species hybrids to increase when nature is disturbed by man, etc., furnish additional and important points of attack for genecological inquiry. A closer study of these and related phenomena will no doubt tend to emphasize the view that the treatment of the species problem along the lines here advocated is urgently needed as a complement to the Mendelian study of the species problem, if a deeper understanding of the questions involved is to be attained.

The practical difficulties to be overcome in the study of the grouping in nature of individuals into genecological units are rather great. The ground needed for representative collections from different habitats and from different regional points within the distribution area of the species to be investigated is considerable, and the care of such extensive cultures is by no means an easy matter. It may be mentioned as an example that the writer's genecological work on *Hieracium umbellatum* has necessitated the transplantation and the cultivation in permanent cultures of more than 1200 individuals. A full knowledge of the hereditary habitat types of this species in Scandinavia could nevertheless only be drawn from still greater material. It is sincerely to be hoped that experimental gardens for wild plants similar to that started at this Institute will be arranged in other countries, where

problems of the origin, variation and grouping in nature of plants are being attacked.

The importance of genecology for other branches of natural science is especially seen in its relation to plant-geography, both as to questions of species and in regard to plant communities. The significance of genecology for the species phase of plant-geography is sufficiently clear and need not be enlarged upon; its importance for the communities may be touched upon here. The far-reaching analysis of plant communities during the last few years, more particularly in our own country, has disclosed the fact that the associations are made up of groups of plants of different »associative value«. Some of these species are constantly found, wherever the particular association occurs; these are the so-called constants. The rest of the plants belonging to the association vary as to species with the different localities; these are the so-called accessories of the association. On account of the fact that the species belonging to the former group accompany the association over a wide geographical range (in some cases occurring through most of the Scandinavian peninsula) the conclusion is drawn that these species do not respond to ecological factors prevailing in the different regional points but remain constant, forming the fixed framework of the association (DU RIETZ, FRIES, OSVALD and TENGWALL, 1920). From a genecological point of view this conclusion is not warranted. A genecological study of the constants of the particular association from different geographical points of its distribution area is needed before such a statement can be made. The behaviour of the species found as constants, some of which (as *Scotch pine*, *birch*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Ranunculus acer*) are known to be notoriously variable, points rather to the fact that it is just the ability of these species to respond genotypically to a wide range of different ecological factors that enables them to establish associations in regions climatically dissimilar. The significance for synecology of an intensive study of this and related questions is evident.

In summing up the object and contents of this paper it should once more be stated that the study of the species and its hereditary habitat types from an ecological point of view, in other words *genecology*, involves a necessary extension of the field of ecology hitherto pursued, viz. the fields covered by *autecology* (here meant to imply the ecology of the individual organism) and *synecology*. When viewed from the standpoint of biology at large the study of the species along this and related lines implies the foundation of an independent *speciology* along-

side of *idiobiology* (GAMS, 1918; here used to denote the science pertaining to the individual organism) and *biosociology* (Du RIETZ, 1921).

LITERATURE CITED.

1. DU RIETZ, G. E.; FRIES, TH. C. E.; OSVALD, H.; TENGWALL, Å. 1920. Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Upsala and Stockholm.
 2. DU RIETZ, G. E. 1921. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala.
 3. GAMS, H. 1918. Principienfrage der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrschr. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich, 63.
 4. HAGEDOORN, A. L. and A. C. 1921. The relative value of processes causing evolution. The Hague.
 5. LOTSY, J. P. 1916. Evolution by means of hybridization. The Hague.
 6. — 1922. Current theories of evolution. Genetica, Deel 4.
 7. TURESSON, G. 1922 a. The species and the variety as ecological units. Hereditas, Bd. III.
 8. — 1922 b. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, Bd. III.
-

ZERTATIONSVERSUCHE MIT DURCH- TRENNUNG DES GRIFFELS BEI OENO- THERA LAMARCKIANA

VON NILS HERIBERT-NILSSON
WEIBULLSHOLM BEI LANDSKRONA

IN einer kritischen Abhandlung von RENNER über das Rotnervenmerkmal bei *Oenothera* (RENNER 1921) werden auch meine Untersuchungen über die Zertation der rot- und weissnervigen Gameten (HERIBERT-NILSSON 1920) besprochen. RENNER meint, dass die Frage, ob der Vorteil der rotnervigen Gameten bei der Befruchtung in einer grösseren Wachstumsgeschwindigkeit oder in einer höheren Keimfähigkeit bestehe, nicht entschieden sei. Er hält es auch für möglich, dass dieser Vorteil einfach durch die Bildung von mehr *R*- als *r*-Gameten verursacht sein könne, eine Erklärung, die ich früher (1915) gegeben habe, um gewisse aberrante Zahlenverhältnisse in bezug auf die Spaltung der Rotnervigkeit zu erklären, die aber, wie ich ausführlich zu motivieren versucht habe, sehr wahrscheinlich durch Zertation verursacht sind (1920). Eine Entscheidung dieser Fragen sieht nun RENNER auf keinem anderen Weg als durch verschieden reichliche Bestäubung weissnerviger Pflanzen mit heterozygotem Pollen. Die Zertation, falls man nun wirklich eine solche hat, muss dann bei spärlicher Bestäubung aufgehoben werden. Da aber, wie ich später zeigen werde, die Richtigkeit dieser Annahme auf das intimste von der Entscheidung einer anderen Streitfrage abhängig ist, nämlich ob das Ausbleiben der rotnervigen Homozygoten bei *Oenothera Lamarckiana* auf einer Eliminierung der gebildeten Zygoten oder auf einer Prohibition der Zygotenbildung beruht, so wäre es natürlich besser, falls die Zertationsfrage ohne Zusammenhang mit dieser letztgenannten Frage erledigt werden könnte.

Schon in früheren Abhandlungen (HERIBERT-NILSSON 1915, 1920) habe ich indessen hervorgehoben, dass man der Zertationsfrage bei *Oenothera* durch ein Abschneiden des Griffels mit bestimmten Zeitintervallen nach der Pollinierung näher treten könnte. Denn wachsen die roten Pollenschläuche schneller als die weissen, so müssen sie natürlich auch durchschnittlich früher den Fruchtknoten erreichen. Ist die Zuwachsdifferenz gross, müssen sie sogar eine ganz konkurrenzfreie Zeit erhalten. Nun habe ich schon gefunden (1911), dass die

Zeit, welche die Pollenschläuche bei *Oenothera Lamarckiana* für das Durchwachsen des Griffels im Hochsommer brauchen, 19—20 Stunden ist. Wird also der Griffel an der Insertionsstelle am Fruchtknoten nach 20 Stunden durchgeschnitten, so ist zu erwarten, dass nur die schneller wachsenden roten Pollenschläuche den Fruchtknoten erreicht haben. Die Blüte muss deshalb eine Nachkommenschaft von nur rotnervigen Pflanzen ergeben, oder jedenfalls eine Spaltung sehr stark nach der Rotnervigkeit verschoben, falls die Theorie der Zertation richtig ist.

Im Sommer 1920 nahm ich eine derartige Durchtrennungsserie mit zusammen 93 Blüten einer einzigen weissnervigen Pflanze vor, die mit Pollen einer heterozygot rotnervigen belegt wurde. Da ich schon gefunden habe (1911, 1920), dass die Zuwachsgeschwindigkeit durch die Jahrestemperatur beeinflusst wird, und weiter, dass die Zertationsdifferenz zwischen den rot- und weissnervigen Gameten mit sinkender Jahrestemperatur verändert wird, wurden die Versuche dreimal während des Sommers wiederholt: Mitte Juli, Anfang August und Mitte August. Leider wurde nur die Juliserie erfolgreich. Denn die Mitte August vorgenommenen Befruchtungen ergaben zufolge des kalten und nassen Spätsommers dieses Jahres keinen reifen Samen, und auch die Befruchtungen Anfang August ergaben ein so schlechtes Samenmaterial, dass nur einzelne Samen keimten.

Bei Versuchen dieser Art ist ja zu erwarten, dass das Material schwer dezimiert wird, speziell das, welches von den nächsten Stunden nach 20 stammt, teils weil noch keine Befruchtung bei der Durchtrennung eingetreten ist, und teils weil keine der erhaltenen wenigen Samen keimen. Nur von 37 Blüten wurden Nachkommenschaften erhalten. Das Spaltungsresultat dieser Nachkommenschaften, nach der Durchtrennungszeit geordnet, zeigt die Tabelle 1.

Wie aus dieser Tabelle hervorgeht, bestätigen die Versuche vollkommen die Erwartung. *Nach 20 und 21 Stunden haben fast nur rote Pollenschläuche die Befruchtung ausgeführt, so dass das Verhältnis zwischen Rotnervigen und Weissnervigen 15 : 1 ist. Schon nach 22 Stunden fällt dieses Verhältnis bis ungefähr 3 : 1, das auch für den Zeitabschnitt 22—25 Stunden das Durchschnittsverhältnis wird.*

Nun sind ja indessen die Spaltungszahlen aus oben angeführten Ursachen ziemlich klein. Kann dann nicht das grosse Übergewicht während der ersten Stunden als ganz zufällig angesehen werden? Betrachten wir zuerst die Zahlen für die Periode 22—25 Stunden, so finden wir, dass sie sowohl bei der Durchtrennungszeit 22, 23 als 25 Stunden innerhalb des einfachen mittleren Fehlers für eine Verteilung

TABELLE 1. *Spaltung der Nachkommen nach Griffeldurchtrennung.*

Zeitabschnitt zwischen Pol- linierung und Durchtren- nung	Anzahl der behandelten Blüten mit Nachkom- men	Anzahl Pflanzen der Nachkom- menschaften	Spaltungszahl		Verhältnis rotnervig: weissnervig bei zweistündiger Gruppierung
			rot- nervig	weiss- nervig	
20 Stunden	3	16	14	2	} 30 : 2 (15 : 1)
21 „	3	16	16	—	
22 „	5	40	29*	11	} 60 : 24 (2,5 : 1)
23 „	6	44	31	13	
24 „	5	45	38	7	} 74 : 19 (3,9 : 1)
25 „	9	48	36	12	
30 Stunden	6	93	66	27	66 : 27 (2,4 : 1)

3 : 1 liegen und bei 24 Stunden liegt die Spaltung nur ein wenig ausserhalb dieses Fehlers. Zusammengenommen erhält man für die Periode 22—25 Stunden die Spaltung 134 : 43, was fast ganz exakt die Verteilung 3 : 1 ist. Natürlich ist es ein reiner Zufall, dass die Verteilung 3 : 1 wird, denn die Spaltungszahl ist ja nicht im voraus zu berechnen. Dieses Verhältnis ist indessen wichtig festzustellen, um einen festen Punkt für die Beurteilung der Verteilungszahl während der ersten Stunden zu erhalten. Diese ist ja 30 : 2, also 15 : 1. Ganz zufällig ist also die Differenz der Verteilungszahlen für die beiden erwähnten Zeitabschnitte ebenso gross wie die zwischen einer monomeren und dimeren Spaltung! Falls man nun die Verteilung 30 : 2 als nur eine extreme Abweichung der während der folgenden Stunden festgestellten Verteilung 3 : 1 betrachten wollte, so sollte man die Spaltung 24 : 8 ± 2,4 erwarten. Die gefundene Abweichung liegt also 2,5 mal ausserhalb des mittleren Fehlers und deshalb ist es sehr unwahrscheinlich, dass die Verteilung 15 : 1 dieselbe wie die für die späteren Stunden gefundene 3 : 1 ist. Die Abweichung geht auch ganz in der erwarteten Richtung. *Das gefundene grosse Übergewicht an Rotnervigen während der ersten Befruchtungsstunden darf also als gesichert angesehen werden.*

Es ist ausserdem sehr wahrscheinlich, dass die zwei weissnervigen Pflanzen, die nach 20 Stunden auftraten, einer noch nicht hinreichend genauen Methodik bei den Durchtrennungsversuchen ihre Entstehung verdanken. Die Griffellänge wurde nämlich nicht gemessen. Nun hat man ja individuelle Schwankungen dieser Eigenschaft, die gewöhnlich so gering sind, dass sie nicht berücksichtigt werden brauchen, aber als

Plus- oder Minusextreme grösser werden können. Ist der Griffel zufällig eine extreme Minusvariante in bezug auf die Länge, so muss dies so wirken, als ob die Abschneidung erst später als bei dem notierten Zeitpunkt stattgefunden hatte. Der Wert der Zertation wird also unrichtig, sollte richtig einer späteren Durchtrennungsklasse gehören. Falls diese Überlegung stichhaltig ist, muss man auch eine etwas verschiedene Entwicklung der Früchte, die derselben Durchtrennungsklasse gehören, erhalten. Tatsächlich traf dies auch ein, und gerade die zwei Früchte der Durchtrennungsklasse 20 Stunden, die je eine weissnervige Pflanze ergaben, waren besser entwickelt als die dritte Frucht dieser Klasse und die drei Früchte der Zeitklasse 21 Stunden. Für die ersteren habe ich »klein« notiert, für die letzteren »sehr klein«. Dass diese Erklärung höchst wahrscheinlich die richtige ist, wird dadurch erhärtet, dass in der Klasse 21 Stunden keine einzige Weissnervige auftrat.

Die Tatsache, dass bei dem Anfang der Befruchtung die roten Gameten in grossem Übergewicht sind, und vielleicht eine Weile ganz ohne Konkurrenz sind, ist durch die erwähnten Versuche entschieden. Aber ist dieser Versuch gleichzeitig in der Hinsicht beweisend, dass ein Zertationsprozess die Ursache dieser Erscheinung ist? Wir müssen also die beiden am Anfang dieses Aufsatzes erwähnten Einwände von RENNER auf dem jetzt vorliegenden Tatsachenmaterial prüfen.

Erstens könnte das Übergewicht an Rotnervigen von einem Reduplikationsprozesse verursacht sein. Mehr rotnervige als weissnervige Gameten würden also schon in den Antheren gebildet werden. Diese Annahme war schon deshalb ziemlich unwahrscheinlich, weil ich gezeigt habe, dass die verschiedenen ♀-Gameten in exakt gleicher Anzahl gebildet werden. Ganz ausgeschlossen wird aber diese Erklärungsmöglichkeit durch das Resultat der Durchtrennungsversuche. Denn falls das Verhältnis zwischen den Rot- und Weissnervigen zwei Stunden nach dem Anfang der Befruchtung ein ganz anderes wird, so kann die Ursache dieser Erscheinung keine unregelmässige Bildung der Gameten schon in den Antheren sein. Denn in diesem Falle musste sich die Unregelmässigkeit schon während der ersten Stunden der Befruchtung geltend machen und konnte auch nicht später verschoben werden.

Zweitens wurde von RENNER der Einwand gemacht, dass das Übergewicht an Rotnervigen dadurch verursacht sein könne, dass die roten und weissen Pollenkörner eine verschiedene Keimfähigkeit haben. Richtig ist, dass auch eine dergleichen Annahme die durch die Abtrennungsversuche erwiesenen Verteilungen der roten und weissen Gameten im Fruchtknoten erklärt. Aber diese Erklärungsmöglichkeit wird aus

anderen Gründen ganz ausgeschlossen. Denn vorausgesetzt, dass sie richtig wäre, so müsste die zeitliche Differenz der Keimfähigkeit ebenso gross wie der Zeitabschnitt zwischen beginnender Rot- und Weissbefruchtung im Fruchtknoten sein, also ungefähr zwei Stunden. Nun erwähnt indessen RENNER (1919, S. 329), dass „auf der Narbe jeder beliebigen der verwendeten *Oenothera*-Arten und Bastarde keimt jeder gesunde Pollen zu einem gewissen Teil in wenigen Minuten.“ Da auch eine weissnervige Rasse von *Oenothera Lamarckiana* untersucht worden ist, folgt hieraus, dass eine Differenz in bezug auf die Keimfähigkeit noch nicht konstatiert worden ist, also so weit wie möglich davon entfernt ist, einen geforderten Unterschied von zwei Stunden zu erfüllen. Übrigens wissen wir auch durch die pollenbiologischen Arbeiten von LIDFORSS (1899, 1906), dass die Zeit des Auskeimens der Pollenkörner eine sehr kurze ist. Bei *Epilobium angustifolium* war die Schlauchbildung eine fast momentane (1899, S. 269) und bei verschiedenen anderen angiospermen Arten war sie nur wenige Minuten, ganz wie in den Versuchen von RENNER. Die Annahme einer verschiedenen Keimfähigkeit als Ursache des Übergewichts an roten Gameten am Anfang der Befruchtung wird also so ungereimt wie nur möglich. Eine experimentelle Widerlegung ist übrigens sehr leicht durchzuführen. Man braucht nur die Narbe 1—2 Stunden nach der Pollinierung abzuschneiden. Erhielte man auch dann nur oder fast nur rotnervige Pflanzen in der Nachkommenschaft, so wäre die geforderte Auskeimungsdifferenz bestätigt. Halte ich aber ein Experiment in *Oenothera* für überflüssig, so ist es gewiss dieses!

Da sowohl die Annahme von Reduplikation der *R*-Gameten als die von einer schnelleren Keimung der *R*-Gameten den experimentellen Resultaten widerspricht bleibt nur als übrig die Erklärung des Übergewichtes an Rotnerven in der Nachkommenschaft bald nach der angefangenen Befruchtung dekapitierter Blüten, dass eine Zertation zwischen *R*- und *r*-Gameten stattgefunden hat, wo die *R*-Gameten im Vorteil durch eine schnellere Zuwachsgeschwindigkeit gewesen sind.

Bei meinen Versuchen sind immer die *R*-Gameten bei der Zertation in der Überzahl gewesen. Da RENNER meint, dass die Variabilität der Spaltungszahlen zwischen den Spaltungstypen *laeta* und *velutina* der Kreuzung *O. biennis* \times *Lamarckiana* durch Zertation verursacht sein könne, was er durch spärliche Bestäubung ermittelt hat, so habe ich eingewandt, dass man keinen Aufschluss darüber erhält, welche Pollenart, *gaudens* oder *velans*, schneller wächst, da bald *laeta*, bald *velutina* in den Versuchen — insgesamt zwei — überwiegt. RENNER

betrachtet diese Anmerkung als »ganz unphysiologisch« (1921, S. 267). Wie ein physiologischer Gedankengang in dieser Hinsicht sein sollte, demonstriert RENNER bei der Besprechung Reduplikation oder Zertation mit folgenden Worten: »Im zweiten Fall« — also bei Zertation — »wäre jedenfalls eine hohe Variabilität in den Zahlenverhältnissen der Zygoten zu erwarten« (1917, S. 155). Dies braucht aber gar nicht der Fall zu sein. Werden die Versuche mit einem isogenen Material unter gleichen Bedingungen ausgeführt, so muss natürlich auch für die Zertation ein konstanter Durchschnittswert erhalten werden, der nicht mehr variabel zu sein braucht als andere Spaltungsverhältnisse. Aber eben so klar ist, dass der physiologische Prozess der Zertation von mehreren Variablen beeinflusst werden kann. Das habe ich ja schon (1911, 1920) in bezug auf die Temperatur gezeigt, und oben habe ich auf die Griffellänge hingewiesen. RENNER meint, dass das Alter des Pollens verschiebend wirken kann, wie CORRENS für die Geschlechtsdifferenz bei *Melandrium* und die Blütenfarbe bei *Hyoscyamus* (CORRENS 1921 b, 1921 c) gezeigt hat. Das ist ja sehr möglich. Da man wohl immer bei *Oenothera* mit frischem Pollen der an dem betreffenden Tage berstenden Knospen bestäubt, ist diese Möglichkeit einer Abweichung gering und jedenfalls sehr leicht auszuschalten. Und auf ganz derselben Weise müssen andere störende Einflüsse festgelegt und umgangen werden. Ist es wirklich so, dass die gestörten Zahlen der *laeta-velutina* Spaltung nur auf der Zertation beruhen, so wäre es jedenfalls von einem gewissen Interesse zu wissen, warum bald *laeta*, bald *velutina* überwiegt, und nicht wie in bezug auf die Zertation der Nervenfarbe immer die Rotnervigen. Es kann wohl jedenfalls nicht »unphysiologisch« sein, so zu fragen! Sobald RENNER die Spaltung nur in eine Richtung zwingen kann, hat er das Problem sehr geklärt, weil er einen Beitrag zu der Frage, dass die scheinbar unregelmässigen Zahlenverhältnisse bei den *Oenothera*-Spaltungen nicht in einer Labilität der Pangene, sondern in experimentell dirigierbaren genotypischen oder physiologischen Komplikationen zu suchen sind.

In meiner Abhandlung über die Zertation habe ich von einer Differenz in bezug auf die Zuwachsgeschwindigkeit der *R*- und *r*-Pollenschläuche gesprochen, die ich mit postulierten Durchschnittszahlen exemplifiziert habe (1920, S. 58). Weiter habe ich von einem postulierten Zeitintervall zwischen beginnender Befruchtung mit *R*- und *r*-Pollen gesprochen, und diesen Zeitabschnitt habe ich die konkurrenzfreie Zeit genannt. Hierzu sagt RENNER (1921 a, S. 267): »Sicher unzutreffend ist die Vorstellung, dass die *R*-Schläuche in geschlossener Phalanx in den

Fruchtknoten einrücken und in gemessener Entfernung die *r*-Schläuche ebenso geschlossen nachmarschieren. Offenbar hat der Physiolog RENNER Zuwachsplänomene gesehen, die in geschlossener Phalanx vorgehen, weil er auf diesen Gedanken gekommen ist. Ich setzte die Kenntnis voraus, dass der Wert 0,5 pro Stunde bei einer Zuwachserscheinung nicht bedeutet, dass sämtliche Komponenten des Versuches genau 0,5 pro Stunde wachsen. Vielleicht war dies unphysiologisch. Dagegen setzte ich gar nicht voraus, dass die Variabilitätskurven der beiden Pollentypen *transgressiv variabel* zu sein brauchten, nur *variabel*, und deshalb habe ich von einer konkurrenzfreien Zeit für die *R*-Schläuche gesprochen. RENNER meint offenbar, dass die Variabilität der beiden Pollentypen notwendig transgressiv sein muss, denn er sagt (RENNER 1921, S. 267): »Wie man sich die Konkurrenz überhaupt zu denken hat, bei transgressiver Variabilität der beiden Typen, hat CORRENS (1917, S. 695) ausgeführt.« Dies hat CORRENS nie behauptet. Ebenso wie ich in meiner früheren Abhandlung, macht CORRENS nur fingierte Exemplifizierungen der Zertation, die für RENNER ebenso verkehrt wie die meinigen wirken müssen. Er sagt z. B. (CORRENS 1917, S. 694): »Auch die langsameren Schläuche kommen, freilich mit einer Verspätung von etwa 2 Stunden, zum Ziel. Natürlich in geschlossener Phalanx! Ausserdem wird variable und transgressiv variable Zuwachsgeschwindigkeit veranschaulicht (CORRENS 1917, S. 695), ohne dass CORRENS hat entscheiden können, wie nun wirklich die Pollenschläuche in den Fruchtknoten einrücken. In einer späteren Abhandlung weist er darauf hin (CORRENS 1921 a, S. 347—348), dass diese Untersuchung bei *Melandrium* schwer durchzuführen ist, weil die Narben den Griffel entlang laufen und der Pollen sehr lockerpulverig ist, weshalb ein Versuch einer streng begrenzten Bestäubung diesen Fehlerquellen leicht anheimfällt. Ob wir bei *Oenothera* eine »ganz konkurrenzfreie Zeit« haben, kann nur durch mehr ausgedehnte Versuche entschieden werden, wo auch die Griffellänge — wie oben näher ausinandergesetzt — berücksichtigt werden muss. Ich halte dies für sehr wahrscheinlich, speziell falls man auch den Zeitabschnitt 19—20 Stunden berücksichtigt. Meine Versuche zeigen jedenfalls, dass wir während 20—21 Stunden eine Befruchtung von fast nur *R*-Gameten haben. Die *r*-Schläuche sind also während dieser Zeit sehr konkurrenzschwach, die transgressive Variabilität sehr gering. Während der nächsten Stunden wird die Disproportion zwischen den *R*- und *r*-Gameten geringer, d. h. die Transgression wächst. Nach einem gewissen Zeitabschnitt muss indessen der Zeitpunkt erreicht werden, wo die *R*- und *r*-Gameten in ganz

derselben Anzahl in den Fruchtknoten einwachsen. Die eigentliche Zertation ist jetzt beendet. Der Zertationswert einer vollbefruchteten Kapsel ist wahrscheinlich der Durchschnittswert der ganz ungleichartigen Befruchtung

während einer konkurrenzfreien Zeit der *R*-Gameten;

während einer Zeit der Disproportion der *R*- und *r*-Gameten;

während einer Zeit gleicher Repräsentation der *R*- und *r*-Gameten.

Wo die Grenzen dieser Zeitabschnitte liegen, ist aus dem vorliegenden noch spärlichen Material nicht zu bestimmen. Dass sie aber mit einem grösseren Material festgelegt werden können, ist nicht zu bezweifeln. Die Voraussetzung ist natürlich, dass andere Variablen, wie genotypische Konstitution, Griffellänge, Temperatur u. s. w. für das Untersuchungsmaterial konstant gehalten werden. Unter diesen Kautelen braucht man gar nicht »eine hohe Variabilität in den Zahlenverhältnissen der Zygoten zu erwarten.«

Mit der Frage der Spaltung der Nervenfarbe bei *Oenothera Lamarckiana* ist ausser der Zertation auch eine andere befruchtungsphysiologische Frage verbunden, nämlich ob das Ausbleiben der positiven Homozygoten (*RR*) auf einer Eliminierung dieser Spaltungsklasse auf dem Samenstadium oder ob es auf einer Prohibition der *R*-Gameten — also misslungene Bildung dieser Klasse — beruht. Da RENNER in seiner letzten kritischen Abhandlung über die Nervenfarbe (RENNER 1921) auch diese Frage besprochen hat, möchte ich auch hier an diese Streitfrage streifen, obgleich sie ja nicht direkt mit dieser Untersuchung zusammenhängt. RENNER vertritt die Eliminierungshypothese und er meint, dass diese dadurch bewiesen sei, dass die Rotnerven einen grösseren Prozentsatz tauber Samen als die Weissnerven enthalten, was der sichtbare Ausdruck einer Homozygoteneliminierung sei. Gegen diese Auffassung habe ich eingewendet, dass die Spaltung 3 : 1 in bezug auf die Nervenfarbe nicht mit einer Eliminierung übereinstimme, weil man dann die Spaltung 2 : 1 erwarten musste. Das Zahlenverhältnis 3 : 1 habe ich als den Ausdruck einer Prohibition der *R*-Gameten angesehen.

RENNER erwähnt nun (1921, S. 265), dass er, um seine Ansicht der Eliminierung noch stärker zu beweisen, sich »die eigentlich überflüssige Mühe gemacht, noch einige besondere Versuche anzustellen«. Ich gebe hier sein ganzes neues Versuchsergebnis in bezug auf die vorliegende Frage wieder. Nur habe ich mich auch die eigentlich nicht überflüssige Mühe gemacht, den Prozentsatz der einzelnen Versuche auszurechnen und beizufügen.

		Prozentsatz tauber Samen			
		gefunden	berechnet		
Lam. rot 1	× Lam. weiss:	28 gut, 73 taub;	72 %		
» » 3	× velut. »	48 » 77 »	62 %	} 50 %	
» » 1	× laeta »	209 » 139 »	40 %		
» » 2	× bien. »	86 » 50 »	37 %		
rot × weiss		375 355	48,6 %	50 %	

Weil in diesen Versuchen eine Rückkreuzung in bezug auf die Nervenfarbe stattfindet, erhalten wir keine *RR*-Homozygoten, also auch keine Eliminierung. Nur bezüglich der *laeta-velutina*-Eigenschaft erhalten wir Homozygoten, und da RENNER meint, dass sowohl die positiven als negativen Homozygoten hier eliminiert werden, müssen wir die Spaltung 50 % lebensfähiger Heterozygoten : 50 % nicht über das Samenstadium entwickelter Homozygoten erhalten, also auch 50 % guter, 50 % tauber Samen. Aus der Prozentzahl der einzelnen Kreuzungen geht hervor, dass der Prozentsatz tauber Samen sehr schwankend ist: er schwankt zwischen 37—72 %, also 35 %. Worauf beruht nun dies? »Vermutlich werden gelegentlich einzelne Embryonen, die nach ihrer genotypischen Konstitution voll entwicklungsfähig wären, durch zufällige Störungen physiologischer Art gehemmt« (RENNER 1917, S. 146). Auch hier scheint die Physiologie für RENNER nur die Aufgabe zu haben, zufällige und unerwartete Abweichungen ohne weiteres zu erklären, wo die genetisch postulierten Verhältnisse nicht eintreten.

Werden nun die oben erwähnten rotnervigen *Lamarckiana*-Pflanzen mit denselben Typen wie in der obigen Übersicht, aber rotnervig, gekreuzt, so werden auch *RR*-Homozygoten gebildet. Der Prozentsatz tauber Samen muss deshalb wachsen, so dass wir die Prozentzahlen, die in der Übersicht der Kreuzungen unten unter »berechnet« gefunden werden, erhalten. Da *Lamarckiana* und *velutina* sowohl rot- als weissenervige ♂-Gameten bilden, *laeta* und *biennis* nur rotnervige, so muss der Prozentsatz an tauben Samen bei den letzteren bedeutend gesteigert werden. Das experimentelle Resultat war folgendes:

								Prozentsatz	tauber Samen			
								gefunden	berechnet			
Lam. rot	1	×	Lam. rot	1	=	38	gut. 111	taub 74	%	} 83 %	} 62 %	
»	»	3	×	velut.	»	14	» 117	» 89	»			
»	»	1	×	laeta	»	52	» 109	» 68	»	} 56 %	} 75 %	
»	»	2	×	bien.	»	128	» 117	» 48	»			
rot						×	rot	232	454	66,2		»

»Eine Diskussion der einzelnen Versuche lohnt sich nicht«, sagt RENNER. Gewiss nicht für RENNER. Denn das experimentelle Resultat

ist der theoretischen Erwartung *ganz entgegengesetzt*. Die Kreuzungen mit *Lamarckiana* und *velutina* müssen nach RENNERS Eliminierungshypothese 62 % tauber Samen geben; er erhält 83 %. Die Kreuzungen mit *laeta* und *biennis* müssen 75 % tauber Samen geben; er erhält 56 %. Die Differenz ist in beiden Fällen 20 % und die umgekehrten Zahlen hatten viel besser gepasst. Aber die summierten Zahlen sämtlicher Kreuzungen stimmen ja sehr gut mit der Erwartung überein, sagt RENNER. Gewiss. Gerade so, als ob man folgende Gleichung gutheisst:

$$\begin{array}{r} 2 \times 3 = 8 \\ 2 \times 4 = 6 \\ \hline \text{also } 2 \times 7 = 14 \end{array}$$

»Dieses Material wagt» RENNER »als Beleg für seine» Eliminierungshypothese »anzubieten» (RENNER 1921, S. 268).

Das Versuchsergebnis ist unter den RENNERSchen Gesichtspunkten ganz unverständlich. Es scheint aber deshalb nicht unerklärlich. RENNERS Material ist nämlich genotypisch gesehen gewiss nicht einheitlich. Er nimmt ohne weiteres an, dass alles, was rotnervig ist, auch genotypisch isogen ist, also die alte morphologisch-systematische Auffassung. Nun habe ich gezeigt (1915, S. 36), dass man bei der Kreuzung *biennis* \times *Lamarckiana* in F_3 eine Spaltung erhält, die an eine mindestens trimere, vielleicht tetramere erinnert. Später habe ich dieselbe Kreuzung noch einmal ausgeführt und in F_3 entwickelt. Das Resultat war ganz dasselbe, wie folgende Übersicht veranschaulicht.

$$\begin{array}{l} F_1 \quad (1919) = 145 \text{ Pflanzen, alle rotnervig} \\ F_2 \quad \left\{ \begin{array}{l} 9-21 = 40 \text{ Pflanzen, alle rotnervig} \\ 10-21 = \text{Spaltung } 106 \text{ rotnervig : } 1 \text{ weissnervig.} \end{array} \right. \end{array}$$

Von 10—21 wurden 13 F_3 -Nachkommenschaften 1922 aufgezogen, die in folgender Weise spalteten (Tabelle 2).

Sowohl F_2 als F_3 zeigen, dass wir hier mit sehr hohen Spaltungszahlen zu tun haben. Ich habe 1915 die Ansicht vertreten, dass wir vielleicht hier mit einer Reduplikation der *R*-Gameten gegenüber den *r*-Gameten zu rechnen haben. Dies halte ich nun für sehr unwahrscheinlich, weil die bei *Oenothera Lamarckiana* anscheinend vorhandene, aber schwächere Reduplikation sich in der Zertation aufgelöst hat. Entweder sind die hohen Spaltungszahlen der F_2 und F_3 von *biennis* \times *Lamarckiana* von einer ausserordentlich starken Zertation oder von mehreren *R*-Faktoren verursacht. Da man aber, wie ich 1915 zeigte, in F_3 Deszendenzreihen mit monohybrider Spaltung erhalten kann, nebst hochspaltenden, so müssen wir entweder eine Polymerie in bezug

TABELLE 2. Spaltung der F_3 -Nachkommenschaften der Kreuzung *biennis* \times *Lamarckiana* in bezug auf die Nervenfarbe.

Nummer der Deszendenz	Anzahl der Pflanzen	S p a l t u n g	
		rotnervig	weissnervig
60—22	26	26	—
61—22	10	10	—
62—22	63	63	—
63—22	49	48	1
64—22	80	80	—
65—22	136	130	6
66—22	40	40	—
67—22	132	128	4
68—22	127	127	—
69—22	112	112	—
70—22	82	82	—
71—22	20	20	—
72—22	67	66	1

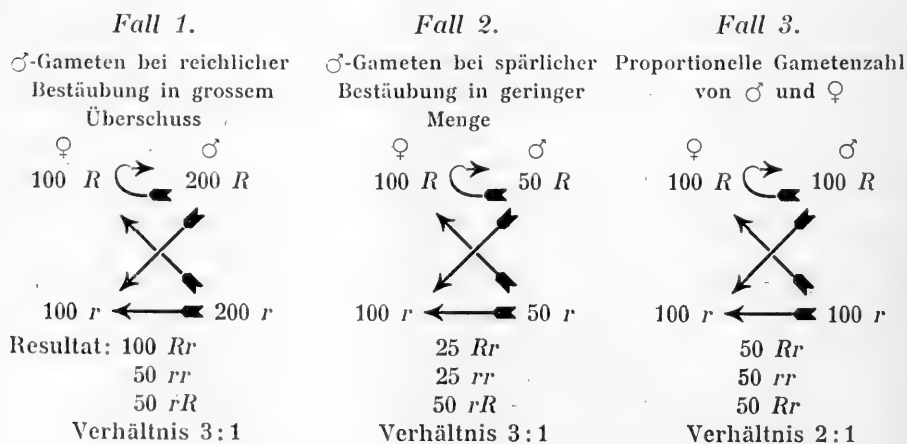
auf die Zertation oder eine Polymerie bezüglich der Rotnervigkeit annehmen. Mit nur einem Faktor für Rotnervigkeit und einem Zertationsfaktor (einer Zertationskonstante) kommen wir nicht aus, weil wir die Spaltung in niedrigeren Spaltungszahlen auflösen können. Zwar können wir die RENNERSche Annahme von einem sehr unregelmässig wirkenden physiologischen Faktor mit voller Freiheit das zu bewirken, was für die Bestätigung der Theorie nötig ist, machen. Da aber diese Annahme ausserhalb der Grenzen sowohl der Prinzipien der Genetik als der Physiologie liegt, die nur »konstant« variable Erscheinungen kennen, so kann ich leider nicht mit der von REXNER angewiesenen Möglichkeit rechnen.

Haben wir nun in bezug auf die Rotnervigkeit der *O. biennis* mit polymeren *R*-Faktoren zu tun, was ich für wahrscheinlich, wenn auch noch nicht bewiesen halte, so sind auch die scheinbar ganz verkehrten Zahlen der obengenannten Kreuzungen rotnerviger *Lamarckiana* mit *laeta* und *biennis* erklärlich. Denn *Lamarckiana* und *biennis* können ja ganz verschiedene *R*-Faktoren enthalten. Liegt die Sache wirklich so, erhält man ja bei der Kreuzung keine rotnervigen Homozygoten, sondern nur polymere Heterozygoten. Unter der Annahme der RENNERSchen Eliminierungshypothese wird der Prozentsatz tauber Samen derselbe wie bei der Kreuzung der betreffenden Typen mit weissnerviger *Lamarckiana*, weil in bezug auf die Rotnervigkeit keine

Eliminierung stattfindet. Hiermit stimmt das experimentelle Resultat sehr gut, da RENNER 56 % tauber Samen findet und 50 % erwartet sind.

Ob nun diese Erklärung die richtige ist, wage ich noch nicht zu entscheiden, denn nur weitere Versuche können hier die Frage der Konstitution der Rotnervigkeit bei *Oenothera biennis* aufklären. Tatsache ist nur, dass wir nicht wie RENNER jede beliebige rotnervige Pflanze jeder rotnervigen Art von *Oenothera* ganz ohne Unterschied als isogen benutzen können. Denn die erste Grundregel genetischer Experimente ist ja, jetzt wie früher, dass morphologisches Aussehen und genotypische Konstitution nicht kritiklos gleichgesetzt werden. Es scheint, als ob diese Distinktion von JOHANNSEN schon so selbstverständlich geworden sei, dass ein Genetiker ersten Ranges wie RENNER sie vernachlässigen zu können glaubt.

Um zu entscheiden, ob das Ausbleiben der roten Homozygoten von Eliminierung oder Prohibition verursacht wird, scheinen mir die tauben Samen nicht genügend sicher, weil die genetischen und physiologischen Variablen, die zu dem Gesamtergebnis zusammenwirken, schwer klarzulegen sind, was ja die ausserordentlich variablen Zahlenverhältnisse von RENNER andeuten. Eine leichtere Entscheidung der Frage ist gewiss rein spaltungsmechanisch zu erhalten mit Hilfe der von CORRENS (1917) und RENNER (1919) vorgeschlagenen Methode der spärlichen Bestäubung. Um die Zertation auszuschliessen, braucht man nur spärlich zu bestäuben; keine Konkurrenz kann dann zwischen den *R*- und *r*-Gameten stattfinden, weil alle ♂-Gameten, sowohl die früher als später in den Fruchtknoten angelangten, befruchtend wirken. Bei spärlicher Bestäubung erhält man also mit Annahme auch der Eliminierung das Verhältnis 2 : 1.



Nimmt man nun statt Eliminierung eine Prohibition an, so muss man auch bei spärlicher, ebenso wie reichlicher Bestäubung die Spaltung 3 : 1 erhalten. Nur bei ganz proportioneller Anzahl von Eiern und Pollenkörnern erhält man bei Prohibition die Spaltung 2 : 1. Die Spaltungsschemata der vorigen Seite dürften dies zeigen.

In sowohl Falle 1 als 2 erhalten wir eine substituierende Befruchtung, im ersten Falle weil wir einen Überschuss von weissen ♂-Gameten, im zweiten weil wir nach gleicher Befruchtung mit dem *r*-Pollen noch so viele *r*-Eier übrig haben, dass alle *R*-Gameten Verwendung finden. Nur bei ganz proportionellen Gametenmengen kann keine Substitution stattfinden, und die Spaltung muss ganz so ausfallen, wie bei spärlicher Bestäubung und Eliminierung. Aus diesen Überlegungen geht hervor, dass man durch spezielle experimentelle Anordnungen an den Spaltungszahlen die Frage definitiv entscheiden kann, ob das Ausbleiben der Homozygoten auf einer Eliminierung oder einer Prohibition beruht.

RENNER meint, dass ich vor allem meine Prohibitions-hypothese nicht preisgeben möchte (1921, S. 268). Sobald RENNER oder ich selbst unwiderleglich bewiesen habe, dass sie unrichtig ist, und dass Eliminierung zwanglos die Spaltungsverhältnisse erklärt, werde ich meine Hypothese der Prohibition ebenso leicht opfern als ich meine frühere Annahme der alternativen Reduplikation für die Zertation zu opfern geneigt war. Es ist ja aber nicht sicher, dass ich es bin, der das Opfer bringen muss. Dieser Teil der Rotnervenspaltung liegt gar nicht so klar, wie wir beide uns ihn anfangs vorgestellt haben. Um die Widersprüche unsrer Auffassungen zu lösen, müssen wir beide weiter arbeiten, bis der eine oder der andere die volle Aufklärung erreicht hat. Ich hoffe, dass ich im kommenden Sommer endlich Zeit und Arbeits-hilfe erhalten werde, um die sehr zeitraubenden Untersuchungen zur Frage der Spaltung des Rotnervenmerkmals bei *Oenothera* in grösserem Umfang durchzuführen. Denn bei *Oenothera*, wo alles so ausserordentlich fliessend und unregelmässig erscheint, ist jede Eroberung eines neuen festen Punktes von grösster Wichtigkeit.

ZITIERTE LITERATUR.

1. CORRENS, C. 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. 1917, Nr. 51, S. 685—717.
2. — 1921 a. Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Ibidem 1921, Nr. 18, S. 330—354.

3. CORRENS, C. 1921 b. Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. — Hereditas II. S. 1—24.
 4. — 1921 c. Der Einfluss des Alterns der Keimzellen auf das Zahlenverhältnis spaltender Bastarde. — Die Naturwissenschaften, 9, S. 313—315.
 5. HERIBERT-NILSSON, NILS. 1911. Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. [Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche bei *O. Lamarckiana* und *gigas*; Schwedisch]. — Bot. Notiser 1911, S. 19—28.
 6. — 1915. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. — Lunds Univ. Årsskrift, 12, Nr. 1. 132 S.
 7. — 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas I, S. 41—67.
 8. LIDFORSS, B. 1899. Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. — Jahrb. für wissensch. Bot., 33, S. 292 ff.
 9. — 1906. Studier öfver pollenslangarnas irritationsrörelser. [Studien der Reizbewegungen der Pollenschläuche; Schwedisch]. — Lunds Universitets Årsskrift, 1, Nr. 6, 42 S.
 10. RENNER, O. 1917. Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 18, S. 121—294.
 11. — 1919. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. — Zeitschr. für Botanik, 11, S. 305—380.
 12. — 1921. Das Rotnervenmerkmal der Önotheren. — Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch., 39, S. 264—270.
-

GAMETENELIMINATION BEI DER SPALTUNG EINER ZWERGHAFTEN UND KOLOROPHYLLDEFEKTEN GERSTENSIPPE

VON CARL HALLQVIST
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

UNTER einer Reihe von Klorophyllmutanten, die ich bei Gerste untersucht habe, verdient eine speziell erwähnt zu werden, weil sie aus mehreren Gesichtspunkten besonderes Interesse beanspruchen kann.

Beschreibung der Mutante: Die Abnormitäten dieser Variante beziehen sich nicht nur auf Klorophylleigenschaften, sondern die Pflanzen sind auch ohnedies in mancherlei und höchst durchgreifender Weise umgestaltet, sodass sie insgesamt eine ganz monstruöse Erscheinung darbieten. Schon die Klorophylleigenschaften weisen interessante Verhältnisse auf.

Bei mehreren Klorophyllmutanten ist eine Abhängigkeit der Ausbildung der Klorophyllfarben von der Temperatur erkennbar, sodass die Mutanten bei verschiedenen Temperaturen verschiedene Stärken der Reduktion des Farbstoffes und folglich auch verschiedene Farbennuancen aufweisen. Im allgemeinen kann man sagen, dass niedrige Temperaturen die Farbenreduktion begünstigen, sodass Keimlinge, die bei niedriger Temperatur aufgegangen sind, schwächer gefärbt sind und umgekehrt. Bei verschiedenen Mutanten ist der Einfluss der Temperatur verschieden. Viele zeigen auch bei günstigen Temperaturverhältnissen sehr starke Farbenreduktion, und die Verstärkung der Reduktion bei niedriger Temperatur ist mehr oder minder unbedeutend. Bei der fraglichen Mutante ist das Verhältnis ein anderes.

Je nach der Temperatur bei der Keimung ist der Klorophyllgehalt der Keimlinge höchst verschieden, was sich leicht mit den einfachsten Experimentanordnungen feststellen lässt. Ich habe die Mutanten in drei verschiedenen Zimmern ausgekeimt:

1. In einem ungeheizten, stark exponierten Zimmer, wo die Temperatur ziemlich stark schwankend zwischen 0—10° C., öfters aber 5° C. war.

2. In einem zweiten Zimmer, wo die Temperatur ziemlich konstant bei etwa 12—15° C. gehalten werden konnte.

3. In einem dritten Lokal bei etwa 20° C.

Im Falle 1 wurden die Keimlinge rein gelblichweiss und starben bald ohne Klorophyll ausgebildet zu haben, nur färbte sich die Blattspitze etwas stärker gelb als die übrigen Teile.

Im Falle 2 waren die Keimlinge auch anfangs gelblichweiss, bildeten aber nach einigen Tagen in ihren Spitzen Klorophyll aus, das sich allmählich über den oberen Teil des Blattes ausbreitete. Die grüne Farbe nahm gegen die Blattbasis ab, um unten ganz zu fehlen. Die Keimlinge konnten sich auch bei dieser Temperatur nicht weiterentwickeln, sondern gingen in frühem Stadium ein.

Im Falle 3 war dagegen die Klorophyllbildung viel intensiver. Das gelblichweisse Stadium ist unter diesen Bedingungen von so kurzer Dauer, dass es nur durch geeignete Versuchsanordnungen festgestellt werden kann. Man muss das Experiment so anordnen, dass die Keimlinge, schon wenn sie — in der Coleoptile eingeschlossen — eben vom Korne emporspriessen, dem Lichte ausgesetzt werden und beobachtet werden können. Die normalen Keimlinge zeigen sich dann schon vom Anfang an grün. Die abnormen aber sind eine kurze Zeit lang gelblichweiss. Schon ehe die Coleoptile durchbrochen ist, tritt aber die Ergrünung ein, sodass das frei austretende Blatt von ganz normaler grüner Farbe ist. Die Keimlinge können sich weiter entwickeln und sich in der für diese Variante charakteristischen, monströsen Weise ausbilden.

Dieses Experiment ist zwar nicht ganz einwandfrei. Vor allem kann der Einwand dagegen gemacht werden, dass die Lichtverhältnisse in den drei Fällen ungleich gewesen sind. Dass das Licht aber in diesem Falle das entscheidende Moment ist, ist nicht wahrscheinlich, weil im Falle 2, wenn der Klorophyllgehalt ein mittlerer war, die Lichtverhältnisse am schlechtesten gewesen sind.

Ohne Zweifel ist also die Klorophyllausbildung bei dieser Variante von der Temperatur stark abhängig. Bei ziemlich hoher Temperatur tritt das Klorophyll früh auf, breitet sich rasch aus, und die Pflanze kann sich weiter entwickeln, bei niedriger Temperatur bleibt das Klorophyll aus, und die Pflanze stirbt. Zwischenliegende Temperaturen geben Zwischenstadien, indem die Pflanzen rascher oder langsamer vergrünen, länger oder kürzer leben. Dieses erklärt auch warum bei Feldkultur die Mutante so stark variiert, indem sie bald überwiegend weiss und sterbend, bald mehr grün und lebensfähig ist. (Fig. 1).

Die Pflanzen, die genügend Klorophyll ausbilden, um über das Keimlingsstadium hinaus zu leben, entwickeln sich in sehr eigentümlicher Weise weiter. Sie zeigen einen ausgeprägten Zwergwuchs, was

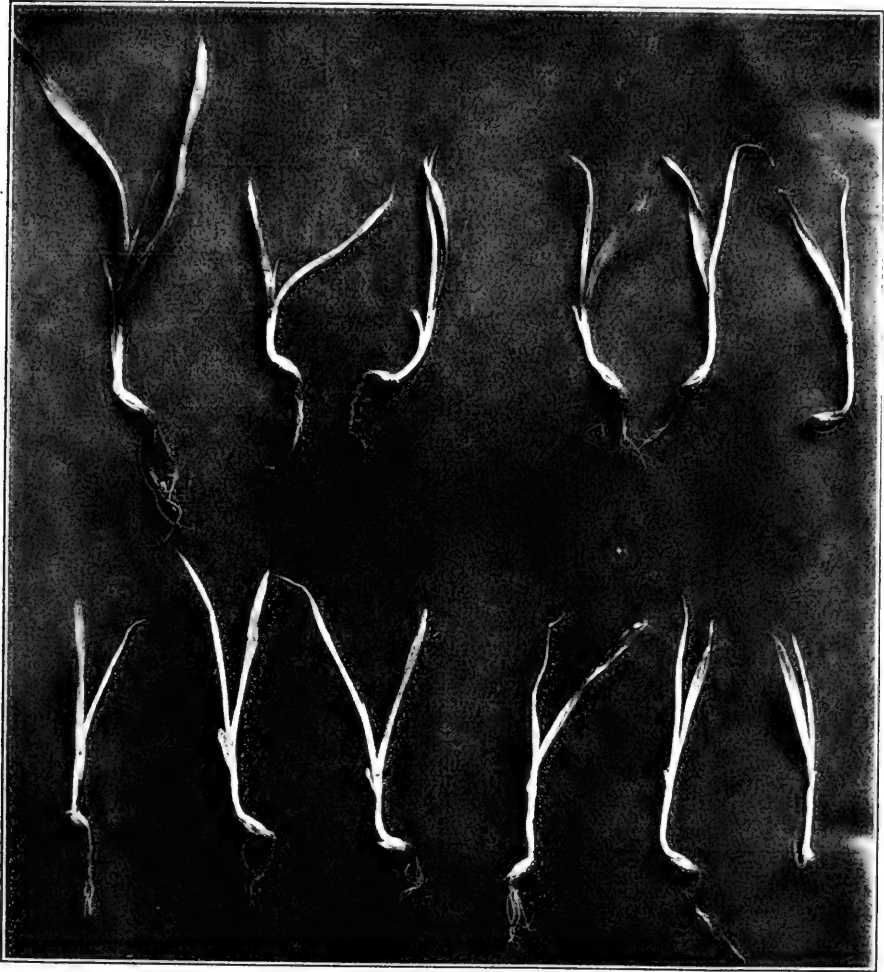


Fig. 1. Normaler Keimling (oben links) und Mutantenkeimlinge. Gleichaltrig, Feldkultur. Die Mutantenkeimlinge mit variierendem Klorophyllgehalt.

schon an den Keimlingen deutlich zu sehen ist, indem diese kürzer und schmaler sind und hinter den normalen zurückbleiben. Der Grössenunterschied bei gleichaltrigen Normal- und Mutantenkeimlingen ist aus Fig. 1 u. 2 ersichtlich. Ich habe einige Keimlinge gemessen und verweise diesbezüglich auf Tabelle 1. Der Mittelwert der Länge der Nor-

mal- und Mutanten-Keimlinge, unter denselben Verhältnissen gezogen, betrug $16,40 \pm 1,70$ cm. resp. $7,77 \pm 0,89$ cm.

TABELLE 1.

	Sie																		
		4—5 cm.	5—6 cm.	6—7 cm.	7—8 cm.	8—9 cm.	9—10 cm.	10—11 cm.	11—12 cm.	12—13 cm.	13—14 cm.	14—15 cm.	15—16 cm.	16—17 cm.	17—18 cm.	18—19 cm.	19—20 cm.		
Anzahl Normale	183 ²	0	0	0	0	1 ¹	1 ¹	1 ¹	1 ¹	3	8	9	37	51	47	20	4		
„ Zwerge	37 ²	1	0	3	19	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

Wenn die Pflanzen über das Keimlingsstadium hinaus weiterwachsen, was bei der Feldkultur ziemlich selten ist, wird der Zwerg-



Fig. 2. *a* = Normale, *c* = Mutantenkeimlinge, gleichaltrig. Im Laboratorium im Sandbeet ausgekeimt bei c:a 20° C — die Mutantenkeimlinge ganz grün.

wuchs noch mehr ausgeprägt, dadurch dass die Streckung der Internodien gehemmt wird. Die ganze Pflanze bleibt kurz und bekommt ein

¹ Diese Pflanzen waren schwach ausgebildet.

² Auf 8 Nachkommenschaften verteilt.



Fig. 3. Normale Pflanze rechts, zwei Zwerge links. Feldkultur; die Pflanzen gesät, nicht gepflanzt. Die Zwerge ungewöhnlich kräftig für diese Kulturbedingung. Die normale Pflanze kurz vor dem Ausschossen.

verkümmertes und gedrängtes Aussehen (Fig. 3 und 4), viel kürzer als gleichaltrige normale Pflanzen (Fig. 3).

Die Bestockung ist abnorm. Zu relativ kräftiger Ausbildung gelangt im allgemeinen nur ein einziges Stroh, und erst sehr spät kommt es zur Bildung sekundärer Strohe, die aber meistens sehr schwach ausgebildet werden. (Fig. 4 a).

Eine andere Eigentümlichkeit, die zu dem charakteristischen Habitus der Pflanzen beiträgt, ist die Blattstellung. Diese ist nicht normal radiär, sondern im allgemeinen ziemlich genau bilateral. (Fig. 3 und 4 a).

Bisweilen wird ein Internod so stark verkürzt, dass der Schoss die Scheide seitlich durchbrechen muss, um weiter wachsen zu können (Fig. 4 a), und es kann dann mitunter eintreffen, dass ein Blatt mit der Spitze seiner Spreite in der Scheide des vorigen Blattes stecken bleibt.

Bei den Pflanzen, die sich so weit entwickeln, dass die als Ähren angelegten Teile zur Ausbildung kommen, gehen diese im allgemeinen in diminutive vegetative Blatt- und Schossbildungen über. In einigen Fällen habe ich jedoch wirkliche Ährenbildungen aus der umgebenden Blattscheide herausbrechen können. Sie waren immer in abenteuerlichster Weise deformiert, mit nur zwei oder drei verkümmerten Ährchen (Blüten) und mit den zwischenliegenden Spindelgliedern bisweilen abnorm verlängert und deformiert. Solche Ähren können von selbst die Blattscheide nicht verlassen, und dass sie nie Samen tragen, ist ja bei so starker Missbildung nicht zu verwundern.

Mutanten, die in der Nachkommenschaften verschiedener Mutterpflanzen herausspalten, sind keineswegs immer ganz gleich, sondern innerhalb des Typus ist eine deutliche Variation zu erkennen, wie dies z. B. die beiden Abbildungen *a* und *b* der Fig. 4 zeigen. Dieses ist wahrscheinlich so zu deuten, dass die Reaktion des mutierten Faktors mit verschiedenen Faktorskomplexen eine verschiedene ist.

Betreffs der Farbe der grüngewordenen Mutantpflanzen ist zu bemerken, dass diese sowohl im Keimlingsstadium wie später mehr grau-grün sind als normale Pflanzen, was ohne Zweifel von einer dichteren Anhäufung der Kieselablagerungen herrührt.

DIE SPALTUNGEN.

Die Mutanten erschienen zum ersten Mal in einer F_2 -Familie einer Kreuzung Goldgerste \times Schwedische Norrlandsgerste. Die F_1 -Pflanzen in dieser Kreuzung waren 6 an Zahl und alle normal und grün. Von den 6 F_2 -Familien waren 5 auch konstant und normal, die sechste aber

(nr. 1049—16) spaltete in 113 normale und 30 Zwergpflanzen. Bei idealer Mendelspaltung war erwartet $107,25 : 35,75$. Es schien also einfache Mendelspaltung vorzuliegen, und die relative Anzahl konstanter und spaltender Familien in der nächsten Generation stimmte auch ziemlich damit überein. Es wurden gefunden 12 konstante und 38 spaltende bei einer Erwartung von $16,7 : 33,3$. Die Spaltungszahlen der F_3 -Familien stimmten aber gar nicht; sie waren im Gegenteil stark abnorm. (Tab. 4 b, S. 201). Als totale Spaltungszahl sämtlicher Familien wurde erhalten:

2621	Normale : 648	Zwerge	
erwartet 2451,75	»	817,25	» $D/M = 169,25/24,76 = 6,81.$



Fig. 4. Zwerge von verschiedener Mutterpflanzen ausgespaltet. Bei + hat der Schoss die Scheide seitlich durchbrochen.

Es war also ein beträchtliches Defizit von Zwergen zu verzeichnen, und es wurde daher die Analyse in grossem Massstabe fortgesetzt, wobei immer dieselbe Erscheinung zu beobachten war. Das bisher gesammelte Ziffermaterial ist in den Tabellen 4—7, S. 201—204 mitgeteilt. Die Totalresultate (Tab. 7) ergaben:

22204	Normale : 4900	Zwerge	
erwartet 20328	»	6676	» $D/M = 1876/70,76 = 26,51.$

Wie ist nun diese starke Abweichung zu erklären? Es ist dabei an Modifikation, Zygotenselektion, Störungen in der Gametenrepräsentation und faktorielle Komplikationen zu denken.

Modifikation in dem Sinne, dass Zwerge in normale verändert werden, ist ausgeschlossen, weil man dann nicht selten Nachkommenschaften von lauter Zwergen nach anscheinend normalen Pflanzen erhalten würde. Dieses habe ich niemals gefunden.

Zygotenselektion ist nicht wahrscheinlich, weil, wie später Seite 200 und Tab. 8 näher gezeigt wird, die relative Anzahl konstant normaler und heterozygotischer Individuen auch gestört ist, was ja bei Zygotenselektion nicht der Fall ist. Da es aber denkbar ist, dass diese Komplikation eine mitwirkende Ursache ist, werden verschiedene Fälle von Zygotenselektion näher behandelt, nämlich:

- 1: Selektion infolge herabgesetzter Widerstandsfähigkeit der Mutantenkeimlinge.
- 2: Absterben der Zygoten vor dem Keimen, aber nach vollendeter Ausbildung des Kornes.
- 3: Absterben der Zygoten ehe das Korn ausgebildet ist.

Alternativ 1, Selektion von jungen Keimlingen, ist sogleich abzuweisen. Bei Laboratoriumsanalysen, wenn die Keimlinge vom frühesten Stadium ab beobachtet werden, habe ich nämlich kein Absterben junger Mutantenkeimlinge gefunden. Alle keimfähigen Körner haben auch immer klassifizierbare Keimlinge gegeben. Sogar bei Feldkultur macht sich keine solche Selektion geltend. Und doch haben in diesem Falle die Keimlinge das deckende Erdlager durchzubrechen, was für die abnormen Zwergkeimlinge besonders ungünstig scheinen könnte. Dieses ist sofort ersichtlich, wenn die Spaltungszahlen bei Feldkultur und Laboratoriumsanalysen verglichen werden. Sie sind in beiden Fällen etwa gleich abnorm wie aus der Zusammenstellung Tab. 2 unten hervorgeht. Die Ursachen des Mutantendefizits ist also nicht in der Selektion junger Zwergkeimlinge zu suchen.

TABELLE 2.

Feldkultur					Laboratoriumsanalyse				
	Anzahl		Summe	% Zwerge		Anzahl		Summe	% Zwerge
	Normale	Zwerge				Normale	Zwerge		
1917 Tab. 4	2621	648	3269	19,82	1921 Tab. 6—7	17,957	3921	21,878	17,92
1920 Tab. 5	841	159	1000	15,9	1922 Tab. 6—7	672	142	814	17,44
Summe	3,462	807	4,269	18,67	Summe	18,629	4,063	22,692	17,90

Die Mutanten könnten ja aber noch früher sterben oder laut Alternativ 2 schon im Korne, d. h. die Mutantenkörner würden herabgesetzte Keimfähigkeit zeigen. Dieses ist aber nicht der Fall, wie ein Vergleich der Keimfähigkeit bei Samen von konstant grünen und von heterozygotischen Pflanzen lehrt. Sie ist in beiden Fällen dieselbe wie folgende Zahlen zeigen:

	Anzahl	% Keim-
	Gekeimt	Nicht gek. fähigkeit
Samen von konstant grünen Pflanzen	19421	350 98,23
» » heterozygotischen »	39921	765 98,12

Von der Zygotenselektion ist jetzt nur ein Specialfall übrig, nämlich Alternativ 3, d. h., Eingehen der Zygoten unmittelbar nach deren Bildung, ehe noch das Korn sich ausgebildet hat. Dieses würde sich durch Lücken in den Ähren (sog. Schartigkeit) der heterozygoten Pflanzen äussern. Um dieses zu prüfen, habe ich den Schartigkeitsgrad bei 67 konstanten und 119 heterozygotischen Pflanzen bestimmt. (Tabelle 3). Die Spaltungszahlen dieser heterozygoten Pflanzen ergaben 17,6 % Zwerge, also ein beträchtliches Defizit. Trotzdem fand ich bei den konstanten Pflanzen im Mittel 2,72 und bei Heterozygoten 2,37 % Lücken. Es ist also auch in dieser Weise keine Zygotenselektion zu spüren.

TABELLE 3.

	Schartigkeitsgrad													
	% 0-1	% 1-2	% 2-3	% 3-4	% 4-5	% 5-6	% 6-7	% 7-8	% 8-9	% 9-10	% 10-11	% 11-12	% 12-13	% 13-14
Anzahl konstanter Pflanzen	15	19	13	9	3	3	0	0	0	2	1	2	0	0
» heterozygot. »	27	40	19	17	6	3	3	1	1	1	0	0	0	1

Es ist also nachgewiesen, dass Zygotenselektion bei dem fraglichen Spaltungsfall nicht vorkommt, es ist dann an Störungen in der Gameten-representation zu denken. In erster Linie kommt dabei Gameten-elimination in Frage. Aus den ebenerwähnten Versuchen über Schartigkeit folgt auch, dass Elimination von weiblichen Gameten ausgeschlossen ist. Diese Komplikation würde sich nämlich auch in gesteigerter Schartigkeit der Heterozygoten äussern, und eine solche ist, wie oben gezeigt, nicht zu finden.

Es bleibt jetzt noch die Elimination männlicher Gameten übrig.

Den Pollen heterozygotischer Pflanzen habe ich noch nicht untersucht, sodass die Annahme in dieser Weise weder widerlegt noch bestätigt werden kann. Bei Gametenelimination wird aber bei der F_2 -Spaltung die Anzahl der dominanten Pflanzen erhöht werden, während die Anzahl der Heterozygoten unverändert bleiben wird. Bei der vollständigen Dominanz des Normaltypus im vorliegenden Falle ist die Frequenz dieser Kategorien nur durch F_3 -Analyse zu ermitteln, wobei eine Erhöhung der relativen Anzahl konstanter Familien zu erwarten ist. Dies habe ich auch in der Tat gefunden.

Ich habe insgesamt 674 Familien analysiert, von welchen 244 konstant und 430 zwergspaltend waren. (Tab. 8). Erwartet waren $224,7 : 449,3$ $D/M = 19,3/12,24 = 1,58$. Die Erhöhung der Anzahl konstanter Familien ist recht beträchtlich, obwohl nicht gross genug, um ausserhalb der Fehlergrenzen zu fallen. Es ist jedoch grosse Wahrscheinlichkeit dafür vorhanden, dass die gefundenen Zahlen eine wirkliche Erhöhung bedeuten. Der Betrag der Erhöhung stimmt auch ziemlich mit der entsprechenden Erniedrigung der Rezessivfrequenz. Diese ist im Mittel $18,08\%$. Statt der normalen Zusammensetzung der F_2 -Generation nach $25 : 50 : 25$ ist also bei der Zwergspaltung $31,92 : 50 : 18,08$ zu erwarten, das heisst in F_3 wird man erhalten, statt wie normal $33,3\%$ konstante und $66,7\%$ spaltende Familien, $39,0 : 61,0$. Gefunden ist $36,2 : 63,8$. Die Resultate der F_3 -Analyse gehen also in der erwarteten Richtung und sprechen für Gametenelimination. Für eine noch sicherere Entscheidung ist aber eine Erweiterung des Materials wünschenswert.

Die wichtige Prüfung bei Gametenelimination durch reciproke Rückkreuzungen mit Rezessiven ist leider in diesem Falle nicht möglich, weil wie erwähnt die Zwerge nicht blühen. Ich habe aber mit Rückkreuzungen mit homozygotisch normalen Pflanzen angefangen, um von den F_2 -Resultaten dieser Kreuzungen Aufschlüsse über die Gametenfrequenz ziehen zu können. Die schon gewonnenen Resultate sprechen auch deutlich für Elimination männlicher Gameten.

Nach Kreuzung Heterozygot \times konstant Normal sind 58 F_2 -Familien gezogen, von welchen 29 konstant und 29 spaltend waren, was auf gleiche Representation der weiblichen Normal- und Zwerggameten hinweist. Nach der reciproken Kreuzung sind 46 Familien untersucht, die sich auf 35 konstante und 11 spaltende verteilen. Die Konstanten überwiegen, wie bei herabgesetzter Representation männlicher Gameten zu erwarten ist.

Es ist schon angedeutet, dass auch faktorielle Komplikationen die

vorliegenden Spaltungsabweichungen erklären könnten. Eine solche Komplikation ist Koppelung zwischen polymeren Faktoren, die hier kurz erwähnt sei, weil einige Beobachtungen für eine solche Deutungsweise zu sprechen scheinen. Auf Basis des bisher gesammelten Materials kann aber noch keine Entscheidung diesem Alternativ gegenüber gemacht werden, weshalb ich nicht näher darauf eingehe.

Bei der jetzigen Lage meiner Untersuchung über die fragliche, sowohl in morphologischer wie genetischer Hinsicht abnorme Mutante, ist also Elimination männlicher Gameten als die aussichtsvollste Erklärungsweise anzusehen. Die Annahme gewinnt auch dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass ähnliche Erscheinungen mehrmals bei anderen Pflanzen gefunden wurden, z. B. bei Weizen (NILSSON-EHLE), *Oenothera* (HERIBERT-NILSSON), u. a.

TABELLEN.

TABELLE 4. (Feldkultur).

Nach der Familie 1049—16 (wo die Zwerge zuerst erschienen) mit der Spaltung 113 : 30 wurde 1917 F_3 gezogen:

- a) 12 konstante Familien mit über 50 Individuen pro Familie. Darunter eine, die wahrscheinlich infolge Versuchsfehler, 1 Zwerg unter 51 normalen hatte.
- b) 38 spaltende Familien.

Feld nr. 1917	Normal	Zwerg	Feld nr. 1917	Normal	Zwerg	Feld nr. 1917	Normal	Zwerg	Feld nr. 1917	Normal	Zwerg
597	54	11	625	78	20	649	72	19	676	62	11
598	35	21	626	100	14	650	130	27	679	40	11
601	53	12	627	76	25	652	40	10	684	68	18
602	93	23	629	131	17	658	56	9	689	58	13
603	68	16	632	50	21	660	68	11	690	43	7
605	72	18	633	53	12	665	52	16	691	53	15
608	121	38	637	52	14	666	56	14	695	60	9
610	37	14	638	104	31	667	56	16	697	78	19
612	85	9	644	54	13	669	93	31	Summe		
614	63	18	645	75	20	673	82	25	2621 648		

TABELLE 5. (Feldkultur).

In der F_2 -Generation einer Kreuzung Zwerg \times einer ganz weissen Klorophyllmutante waren im Jahre 1919 unter anderen zwei Familien gezogen mit der Spaltung:

nr. 3622—1919 74 normale : 20 Zwerg : 28 weiss

nr. 3635—1919 44 » : 8 » : 18 »

und von diesen Familien wurde 1920 eine F_2 -Generation gezogen. Die weisse Mutante und die vollständige Spaltung dieser Kreuzung werden in einer späteren Abhandlung näher behandelt. Die doppelt-rezessive Zwerg-weiss-Individuen sind mitunter schwer von den rein Weissen zu unterscheiden und in der Tabelle werden daher nur die Spaltungszahlen der Normal-Zwergspaltenden Familien angeführt. Bei der Feststellung der Relation zwischen den betreffs der Zwergeigenschaft heterozygotischen und nichtheterozygotischen Pflanzen, wird aber sämtlichen Familien, also auch den weiss-spaltenden Rechnung getragen.

- a) Nach nr. 3622 wurden 27 und nach nr. 3635 17 konstant normale Familien erhalten (inclusive der normal-weiss-spaltenden). Alle mit mehr als 50 Individuen, weiter:
- b) 15 Normal-Zwergspaltende Familien; Spaltungszahlen unten angeführt. Daneben 41 normal-zwerg-weiss-spaltende Familien, deren Spaltungszahlen hier nicht mitgeteilt sind. Alle mit 50 Individuen pro Familie oder mehr.

Feld nr. 1920	Normal	Zwerg	Feld nr. 1920	Normal	Zwerg	Feld nr. 1920	Normal	Zwerg	Feld nr. 1920	Normal	Zwerg
3244	61	9	3259	52	17	3294	54	14	3330	53	11
3245	55	15	3268	67	5	3298	58	12	Summe	327	66
3246	61	8	3270	51	9	3301	52	10	Summe für		
3250	61	9	3271	54	9	3302	49	12	3622 + 3635	841	159
3256	52	12	Sum.	514	93	3325	61	7			

TABELLE 6. (*Laboratoriumsanalyse 1920 und 1921*).

1921 und 1922 wurde eine ausgedehnte Laboratoriumsanalyse vorgenommen mit Material, das 1919, 1920 und 1921 geerntet war. Die Herkunft des Materials war verschieden, und die Spaltungen umfassten nicht nur den Zwergtypus, sondern auch ein paar andere Klorophyllmutanten. Es sind aber in der folgenden Tabelle nur die Normal-Zwergspaltenden Familien aufgenommen. Durchgehend sind Zahlen unter 50 Individuen ausgeschlossen.

Feld nr. 1919	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg	Feld nr. 1919	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg	Feld nr. 1919	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg	Feld nr. 1920	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg
3634	3	78	15	3660	28	80	18	3661	47	52	21	3152	19	109	28
»	5	77	20	»	29	69	28	»	48	79	18	»	21	328	19
»	8	83	15	»	30	73	26	»	50	73	23	»	24	110	27
»	9	79	20	»	32	43	15	»	51	72	22	3153	5	84	16
»	11	53	14	»	36	81	19	»	55	85	12	»	12	73	20
»	12	81	14	»	38	76	18	»	56	75	20	»	16	77	22
»	13	78	19	»	39	69	16	»	57	64	15	3224	2	71	16
»	14	75	22	»	40	80	15	1920				»	4	114	15
»	15	62	17	»	41	80	18	3129	2	76	18	»	7	153	20
»	16	77	18	»	42	78	20	»	4	112	25	»	8	108	29
»	17	66	13	»	43	85	14	3131	2	89	30	»	9	70	18
»	18	76	13	»	45	66	18	»	7	72	16	»	10	97	26
»	19	79	19	»	46	85	15	»	8	94	16	»	12	114	24
»	21	89	11	»	47	47	3	»	9	108	27	»	13	92	25
»	22	79	21	3661	1	82	15	3145	1	81	18	»	14	96	26
»	23	77	21	»	3	47	11	»	14	76	21	»	15	105	26
»	25	60	23	»	6	76	16	3147	5	80	19	»	17	74	8
»	26	85	12	»	7	44	6	»	8	80	18	»	18	93	16
»	27	75	24	»	8	80	17	3148	4	83	14	»	21	66	10
3659	3	78	21	»	9	70	22	»	11	83	17	»	22	70	15
»	5	80	14	»	10	84	12	»	12	92	8	»	26	61	9
»	6	83	16	»	12	74	16	»	15	87	12	»	27	71	13
»	7	81	17	»	13	80	12	»	10	81	19	»	30	97	16
»	9	71	28	»	14	84	12	3151	11	87	13	»	31	108	28
»	13	75	16	»	16	60	15	»	96	61	14	»	32	115	20
»	15	78	19	»	17	56	8	3150	99	68	8	»	33	111	26
				»	19	70	7	»	103	65	11	»	34	80	19
				»	20	73	14	»	104	64	11	»	36	91	15
3660	1	59	16	»	21	84	16	3152	2	86	11	»	37	101	21
»	3	74	15	»	22	85	12	»	3	113	25	»	39	107	24
»	4	69	7	»	24	79	21	»	6	109	29	»	40	71	13
»	9	48	8	»	25	56	13	»	7	98	38	»	42	108	25
»	10	47	14	»	26	71	23	»	8	79	22	»	43	75	17
»	11	92	6	»	28	52	18	»	9	108	24	3250	47	54	7
»	15	61	11	»	31	86	10	»	10	111	27	»	48	55	8
»	20	79	18	»	32	59	14	»	11	90	42	»	3	87	29
»	21	80	12	»	33	82	13	»	13	106	31	»	5	105	28
»	22	41	14	»	35	83	15	»	16	69	13	»	6	101	32
»	23	80	13	»	41	75	16	»	18	111	26	»	7	98	18
»	26	84	12	»	42	74	21	»				»	11	109	28
»	27	83	16	»	43	81	18	»				»	12	114	22

TABELLE 6. *Laboratoriumsanalyse 1920 und 1921.* (Fortsetzung).

Feld nr. 1920	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg	Feld nr. 1921	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg	Feld nr. 1920	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg	Feld nr. 1920	Analys nr. 1921	Normal	Zwerg
3250	13	114	23	3250	37	57	16	3298	11	111	25	3329	20	118	17
»	18	55	11	»	38	119	28	»	13	114	24	»	21	114	17
»	19	113	22	»	39	88	32	»	16	63	12	»	27	83	20
»	20	101	35	»	40	115	20	»	17	120	18	»	30	109	25
»	21	107	26	»	41	82	24	»	19	114	24	1921	1922	Normal	Zwerg
»	22	101	35	3259	1	86	20	»	21	108	30				
»	24	82	17	»	3	107	28	»	23	120	22				
»	25	117	20	»	5	82	11	»	25	114	19				
»	26	108	29	»	8	108	30	»	26	112	18	451	7	64	22
»	27	110	26	3298	1	115	18	»	27	104	34	»	34	63	11
»	29	112	25					3299	3	59	15	»	51	157	20
»	30	90	23					»	14	107	29	453	9	74	19
»	31	64	12					3329	7	59	14				
»	32	48	11	»	6	116	20	»	9	120	18				
»	33	49	12	»	7	110	24	»	10	116	22				
»	34	60	12	»	8	109	28	»	10	116	22	»	43	89	17

TABELLE 7. *Zusammenfassung der Spaltungszahlen von Tab. 4—6.*

Nr. der Mutter Familie	Anzahl Familien	Normal	Zwerg	Nr. der Mutter Familie	Anzahl Familien	Normal	Zwerg	Nr. der Mutter Familie	Anzahl Familien	Normal	Zwerg	Nr. der Mutter Familie	Anzahl Familien	Normal
—	1	113	30	3661—19	34	2447	524	3151—20	2	168	32	3299—20	2	166
1049—16	38	2621	648	3129—20	2	188	43	3152—20	14	1627	362	3329—20	7	719
3622—19	9	514	93	3131—20	4	363	89	3153—20	3	234	58	451—21	3	284
3635—19	6	327	66	3145—20	2	157	39	3224—20	29	2628	535	453—21	4	388
3634—19	19	1429	331	3147—20	2	160	37	3250—20	27	2506	616	Summe	270	22,204
3659—19	7	546	131	3148—20	4	345	51	3259—20	4	383	89			
3660—19	27	1909	405	3150—20	4	258	44	3298—20	16	1724	358	% Zwerge = 18,08		

TABELLE 8. *Anzahl nichtzwergspaltender und zwergspaltender Familien; jede Familie mit mehr als 50 Individuen.*

Nr. der Mutter Familie	Nicht Zwerg spalt.	Zwerg spalt.	Nr. der Mutter Familie	Nicht Zwerg spalt.	Zwerg spalt.	Nr. der Mutter Familie	Nicht Zwerg spalt.	Zwerg spalt.	Nr. der Mutter Familie	Nicht Zwerg spalt.
1049—16	12	38	3661—19	22	34	3152—20	10	14	3299—20 ¹	3
3622—19 ¹	27	33	3145—20 ¹	5	8	3153—20 ¹	1	15	3329—20 ¹	10
3634—19	8	19	3147—20 ¹	4	10	3224—20	17	29	451—21 ¹	15
3635—19 ¹	17	23	3148—20 ¹	6	10	3250—20	13	27	453—21 ¹	18
3659—19	10	7	3150—20	6	4	3259—20	5	4	Summe	244
3660—19	17	27	3151—20 ¹	9	7	3298—20	9	16		

¹⁾ Einige der Familien spalten ausserdem betreffs anderer Klorophyllmutanten. Die Spaltungsergebnisse dieser Familien sind nicht in den Tabellen 4—6 mit einberechnet.

ZITIERTE LITERATUR.

1. HERBERT-NILSSON, N. 1911. Pollenslangarnas tillväxt hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. Botaniska Notiser, S. 19—28.
2. — 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas I. S. 41—67.
3. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen (I). Botaniska Notiser, S. 305—329.
4. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoid-Mutationen des Weizens. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen III. Hereditas II. S. 25—75.

FORTGESETZTE UNTERSUCHUNGEN ÜBER SPELTOIDMUTATIONEN

BEGRANNUNGSKOMPLIKATIONEN BEI COMPACTUM- HETEROZYGOTEN

VON E. LINDHARD

TYSTOFTE, DÄNEMARK

(With a summary in English)

DAS Erforschen des Problems der Speltoidmutationen bei dem Kolbenweizen, sowie die Analyse der eigenartigen hierbei zu Tage tretenden Verhältnisse wurde von NILSSON-EHLE eingeleitet, von dessen Hand eine Reihe Beiträge zu dieser Frage vorliegt (1917, 1920, 1921); meine eigenen Untersuchungen auf dem Gebiete lassen sich auf einen einzigen Originalfall zurückführen, der in dieser Zeitschrift einer näheren Erörterung unterzogen worden ist (1922). Die damaligen Untersuchungen blieben bei F_2 -Nachkommenschaften aus Kreuzungen zwischen verschiedenen Typen der Mutationsreihe stehen. Vorliegende Abhandlung befasst sich mit den Resultaten der F_3 -Generation einer einzelnen Serie von Compactum-*Uu*-Heterozygoten.

Zur Aufklärung der auf Grund der F_2 -Resultate aufgestellten Auffassung über die Natur der Speltoidmutationen kommt ein neuer Faktor hinzu. Professor Ø. WINGE hat eine Reihe cytologischer Untersuchungen an einem im J. 1921 von Versuchsleiterin Dr. F. LILIENFELD präparierten und fixierten Material vorgenommen, deren vorläufige Resultate darauf hinweisen, dass bei der Mehrzahl der heterozygotischen Formen mehr oder weniger bedeutende Chromosomenunregelmässigkeiten bei der Bildung der Pollenzellen vorkommen. Diese Unregelmässigkeiten können dazu führen, dass ausser den gewöhnlichen Gameten mit 21 Chromosomen, auch solche mit 20 Chromosomen gebildet werden. Daraus, dass einige der untersuchten heterozygotischen Pflanzen in den somatischen Zellen 41 statt 42 Chromosomen führen, geht hervor, dass jedenfalls ein Teil solcher Gameten mit reduzierter Chromosomenzahl eine Zygotenbildung eingehen kann.

Falls die bis jetzt auf Grund der Untersuchung von einzelnen Präparaten aus den verschiedenen Serien erhaltenen Resultate sich ver-

allgemeinern lassen, muss man annehmen, dass der Normaltypus-Squarehead sowie die normal entwickelten Formen der Speltoid-Homozygoten und Speltoid-Heterozygoten die normale Anzahl Chromosomen in den somatischen Zellen besitzen, während sowohl bei den Squarehead-Heterozygoten, wie bei den normalen Compactum-Heterozygoten ein Chromosom fehlt und das Zwerg-Compactum, dessen Cytologie jedenfalls von der Norm bedeutend abweicht, anscheinend um 2 Chromosomen zu wenig hat. Auch weist der Perenne-Typus, soweit man nach den Reduktionsteilungsbildern urteilen kann, zu wenig Chromosomen in den somatischen Zellen auf, während die Zwergformen der Speltoid-Homozygoten und Heterozygoten, n. m. A., noch nicht zur Untersuchung gelangt sind.

Danach sollten die in den Spaltungsschemen (1922) mit *SpC* bezeichneten Gameten nur 20 Chromosomen enthalten. Eine solche reduzierte Speltoidgamete *SpC* sollte nach Hinzutritt der Normalgamete *N* die Compactum-Heterozygote, ferner, nach Hinzutritt der Speltoidgamete *Sp* die Squarehead-Heterozygote ergeben; endlich sollten in dieser Serie zwei Gameten, die beide je ein Chromosom eingebüsst haben, die unfruchtbaren Formen, kurz-Compactum und Zwerg-Compactum liefern.

Mit dem Nachweis der Chromosomenabnormitäten bei einigen Formen aus der Speltoidreihe treten neue Anhaltspunkte für den Vergleich mit den besonders interessanten Chromosomenkomplika­tionen bei *Datura Stramonium* hervor, welche in den letzten Arbeiten von BLAKESLEE und seinen Mitarbeitern besprochen werden (BLAKESLEE 1920, 1922).

Falls *Triticum vulgare*, der BLAKESLEE'schen Terminologie gemäss, als eine hexaploide Form des *Triticum monococcum* aufgefasst wird, derart, dass man in den somatischen Zellen 7 Gruppen zu je 6 Chromosomen anstatt 21 Paare Chromosomen hat, dann lassen sich zahlreiche Ähnlichkeitspunkte für beiderlei Fälle nachweisen. Für einen der BLAKESLEE'schen Mutanten, »the diploid simple trisomic *Poinsettia* mutant«, liegt eine interessante Untersuchung über die Verteilung der Chromosomen innerhalb der mutierten Gruppe vor, die durch die Spaltungszahlen für die in den Chromosomen dieser Gruppe lokalisierten Anlagen für purpurn und weiss kontrolliert wird. Zwei *Poinsettia*-Rassen sind untersucht worden, eine aus Washington, die andere aus Erfurt in Deutschland stammend. Das Resultat für die Washingtoner Rasse ist »in accordance with what would be expected from a random assortment of 3 chromosomes in the set containing the purple-white

color factor». Die deutsche Rasse verhält sich aber anders: »the provisional hypothesis to account for the differences in the ratios is that for some reason in trisomic disjunction the german white chromosomes go to opposite poles rather than to the same pole 6 times as frequently, as the law of random assortment would dictate» (BLAKESLEE 1922, p. 24, 25). Eine solche, zuweilen paarweise gebundene, zuweilen freie Chromosomenverteilung innerhalb einer engeren Gruppe könnte viele von den vorher beschriebenen Mutations- und Spaltungserscheinungen (LINDHARD 1922) erklären und man muss ähnliche Komplikationen als für die im folgenden mitgeteilten Resultate zu Grunde liegend annehmen. Den angekündigten ausführlichen Mitteilungen von BLAKESLEE und Mitarbeitern müssen somit auch die Speltoidforscher mit grösstem Interesse entgegensehen.

DIE F_3 -NACHKOMMENSCHAFTEN DER *Uu*- HETEROZYGOTEN.

Für Bastarde von diesem Typus liegt nun eine F_3 -Generation aus einer Kreuzung herstammend vor und die Spaltungszahlen für diese Nachkommenschaften werden in den Tab. 1—4 mitgeteilt. Von den die verschiedenen reziproken Kreuzungen zwischen begrannnten und unbegrannnten Formen darstellenden F_2 -Pflanzen sind, aus der Nachkommenschaft derselben Pflanze, soweit als möglich alle unbegrannnten Squareheadpflanzen und alle unbegrannnten Compactumpflanzen ausgesät worden, um zu entscheiden, wie viele von diesen homozygotisch unbegrannnt waren und wie viele auch fernerhin begrannnte Pflanzen abspalteten. Es zeigt sich zunächst, dass die Einteilung der Resultate für die F_2 -Generation, wie sie Tab. 24 (1922, S. 78) zum Ausdruck bringt, sich nicht aufrecht erhalten lässt, indem die Spaltungsresultate sich hauptsächlich nur um zwei wesentlich verschiedene Haupttypen gruppieren. Wenn in der ursprünglichen Kreuzung Compactum unbegrannnt und Normaltypus begrannnt war, ergeben beide reziproke Kreuzungen ein starkes Übergewicht an begrannnten Pflanzen; umgekehrt ergibt die Verbindung begrannnt Compactum \times unbegrannnt Normaltypus unbegrannnte Pflanzen im Übergewicht in der Nachkommenschaft. Rechnet man auch fernerhin mit einem Hemmfaktor U , der die Entwicklung der Begrannung verhindert und mit seinem Allelomorphen u , dann kann die erstgenannte Kreuzung folgendermassen formuliert werden,

$$A = (U \text{ Sp}C) \times (u \text{ N}); \text{ wonach die zweite den Ausdruck,}$$

$B = (u \text{ Sp}C) \times (U \text{ N})$ erhält. Demgemäss sind die Resultate in den Tabellen gruppiert worden.

Zu den Resultaten soll zunächst bemerkt werden, dass die Überwinterungsbedingungen äusserst ungünstig waren. Stürme mit Treibschnee haben in Verbindung mit starkem Frost zu einer weitgehenden Lichtung des Pflanzenbestandes beigetragen, deren Grad aus dem Vergleiche zwischen der Anzahl ausgesäter Körner und der Anzahl geernteter Pflanzen hervorgeht. Auch haben sich die verschiedenen Typen als ungleich widerstandsfähig gegen Frostschaden erwiesen, namentlich erscheinen die Compactumpflanzen in stark reduzierter Zahl, wie ein Vergleich zwischen den F_3 -Resultaten im J. 1922 mit den F_2 -Resultaten im J. 1921, welche in Tab. 1 zu oberst angeführt werden, zeigt. Trotzdem lässt sich der Spaltungsmodus für alle nicht allzu kleinen Serien mit hinreichender Zuverlässigkeit feststellen.

Hiernach bedürfen die Tabellen keiner weitschweifigen Erklärung. In der Tab. 1 ist zu oberst summarisch die Pflanzenzahl für die Kreuzungen A und B, jede für sich, aus allen F_2 -Nachkommenschaften, angegeben. (Einzelheiten findet man in der Tab. 24, 1922). Am schärfsten tritt der Unterschied in den Verhältniszahlen zwischen begannten und unbegannten Speltoid-Heterozygoten hervor. A weist ungefähr 1 unbegannte : 3 begannten und B ungefähr 6 unbegannte : 1 begannten Speltoid-Heterozygoten auf. Unter Nr. 2068 werden hiernach F_2 -Resultate für eine Kreuzung unbegannt Compactum \times begannt Normaltypus angegeben und darunter werden F_3 -Ernteresultate für alle unbegannten Pflanzen vom Squarehead- und Compactumtypus angeführt. Keine einzige von den 10 unbegannten Squareheadtypuspflanzen gibt eine konstant unbegannte Squarehead-Nachkommenschaft; 4 spalten in begannt und unbegannt und die übrigen 6 sind Squarehead-Heterozygoten, von welchen nur 3 begannte Pflanzen abspalten.

Von den 12 Compactumpflanzen-Nachkommenschaften ist eine Serie unter römisch I angeführt, später mehr darüber. Unter römisch II kommen zunächst 2 konstant unbegannte Nachkommenschaften vor, ferner 7 Nachkommenschaften mit dem Spaltungsmodus A wie die Mutterpflanze, 1 Nachkommenschaft, die auf den Spaltungsmodus B bezogen werden muss und eine unbestimmbare, da sie nur in einer einzigen Pflanze den Winter überstanden hat. Die reziproke Kreuzung $A = \text{begannt Normaltypus} \times \text{unbegannt Compactum}$ stellt Nr. 2083, Tab. 2 dar. Die F_3 -Resultate fallen mit den eben vorge-

brachten genau zusammen. Alle 3 Squarehead-Pflanzen sind Heterozygoten, ein Compactum fällt unter römisch I, 2 sind konstant unbegrannt und 5 spalten nach dem Modus A, ähnlich wie F_2 .

Nr. 2143, welche die Kreuzung B darstellt, hat die Begrannt-Com-

TABELLE 2. *Nachkommenschaften von Compactum Uu-Heterozygoten.*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Nr. im Jahre 1921		Nr. im Jahre 1922	Nachkommen- schaften-Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen										Anzahl ausgesä- ter Körner
				Square- head		Speltoid- Heteroz.		Compactum-H.				Zusammen		
								normal		kurz				
				unb.	bgr.	unb.	bgr.	unb.	bgr.	unb.	bgr.			
2083	A F ₂ 1921		1	3	1		13	9		2		28	100	
	F ₃ v. unbgr. Squarehead													
»	Squarehead-Heteroz. Uu a...	2552	1	28		9	2			1		40	200	
»	» » » »...	2553	1	12		9	1					22	200	
»	» » » b...	2559	1	29		9		2		1		41	300	
	Summe		3	69		27	3	2		2		103	700	
	F ₃ v. unbgr. Compactum-Het.													
	Typus I.													
»	Uu v. Modus a	2558	1	3	30		1	6				40	400	
	Typus II.													
»	UU	2554	1	55		26		28				109	400	
»	»	2556	1	42		23		31				96	350	
	Summe		2	97		49		59				205	750	
»	Uu v. Modus A	2555	1	15	1	11	25	15		2		69	300	
»	» » »	2557	1	12	5	4	25	10				56	300	
»	» » »	2560	1	10	6	5	24	6				51	275	
»	» » »	2561	1	5	8	7	25	4		1		50	275	
»	» » »	2562	1	3		4	10	2				19	175	
	Summe		5	45	20	31	109	37		3		245	1325	
»	Uu v. Modus ?	2563	1	1								1	50	

pactumanlage von der Mutter und die Unbegrannt-Normaltypusanlage vom Vater. Die Ernteresultate zeigt die Tab. 3. In den Nachkommenschaften aus dieser Kreuzung sind 8 auf 10 Squarehead-Pflanzen konstant unbegrannt und gehören dem Normaltypus an und nur 2 sind Squarehead-Heterozygoten. Eine Compactumnachkommenschaft gehört zur Gruppe I, 9 haben den B-Spaltungsmodus und 3 geben nur wenige Pflanzen.

TABELLE 3. *Nachkommenschaften von Compactum Uu-Heterozygoten.*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Nr. im Jahre 1921		Nr. im Jahre 1922	Nachkommen- schaften-Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen								Zusammen	Anzahl ausgesä- ter Körner
				Square- head		Speltoid- Heteroz.		Compactum-H.					
				unb.	bgr.	unb.	bgr.	normal		kurz			
2143	<i>B F₂ 1921</i>		1	10	10	34	3	13	2	2	2	76	175
	<i>F₃ v. unbgr. Squarehead</i>												
»	Normaltypus <i>UU</i>	2698	1	43								43	200
»	» »	2699	1	34								34	200
»	» »	2701	1	64								64	200
»	» »	2703	1	41								41	200
»	» »	2704	1	30								30	200
»	» »	2705	1	35								35	150
»	» »	2706	1	16								16	100
»	» »	2707	1	2								2	25
	Summe		8	265								265	1275
»	Squarehead-Heteroz. <i>Uu a...</i>	2700	1	31	3	7	3					44	200
»	» » » <i>b...</i>	2702	1	52	1	21						74	200
	Summe		2	83	4	28	3					118	400
	<i>F₃ v. unbgr. Compactum-Het.</i>												
	Typus I.												
»	<i>Uu v. Modus a</i>	2710	1	41	1	1		31				74	350
	Typus II.												
»	<i>Uu v. Modus B</i>	2708	1	21	8	34	8	6	2			79	400
»	» » »	2709	1	8	5	28	3	5				49	200
»	» » »	2711	1	5	2	20	3	2				32	300
»	» » »	2712	1	20	7	59	3	9				98	400
»	» » »	2713	1	4	1	15	2	7				29	250
»	» » »	2714	1	13	2	45	12	5	1			78	400
»	» » »	2715	1	4	3	11	3					21	200
»	» » »	2717	1	3	2	10		5	1			21	125
»	» » »	2718	1	6	2	19	3	1				31	225
	Summe		9	84	32	241	37	40	4			438	2500
»	?	2716	1			1						1	75
»	»	2719	1	1		1						2	100
»	»	2720	1	1								1	75

Nr. 2152, Tab. 4, stellt die reziproke Kreuzung, unbegrannt Normaltypus \times begrannt Compactum, dar. Diese ergibt 2 konstant unbe-

TABELLE 4. Nachkommenschaften von *Compactum* *Uu*-Heterozygoten.

(Fortsetzung v. Tab. 1).

Nr. im Jahre 1921		Nr. im Jahre 1922	Anzahl geernteter Pflanzen										Zusammen	Anzahl ausgesä- ter Körner
			Square- head		Speltoid- Heteroz.		Compactum-H.							
			unb.	bgr.	unb.	bgr.	unb.	bgr.	unb.	bgr.				
2152	<i>B</i> , <i>F</i> ₂ 1921		1	3		7	2	10	2	2		26	100	
	<i>F</i> ₃ v. unbgr. <i>Squarehead</i>													
»	Normaltypus <i>UU</i>	2736	1	59								59	200	
»	» » »	2738	1	47								47	200	
	Summe		2	106								106	400	
»	Normaltypus <i>Uu</i>	2737	1	35	3							38	200	
	<i>F</i> ₃ v. unbgr. <i>Compactum-Het.</i>													
	Typus II.													
»	<i>Uu</i> v. Modus <i>B</i>	2739	1	7		9		2				18	375	
»	» » »	2740	1	5		23		2	1			31	400	
»	» » »	2741	1	5		1	1	2				9	125	
»	» » »	2742	1	23	2	49	3	10	1			88	400	
»	» » »	2743	1	29	7	65	11	17	2			131	400	
»	» » »	2744	1	17	3	43	4	13	1			81	325	
»	» » »	2745	1	25	5	53	4	27	5			119	400	
»	» » »	2746	1	7		14	1					22	125	
»	» » »	2747	1	9	2	11		1				23	150	
»	» » » isoliert	2748	$\frac{1}{2}$	7	3	7		2	1			20	125	
»	» » » frei abgebl.	2749	$\frac{1}{2}$	1		6		2				9	50	
	Summe		10	135	22	281	24	78	11			551	2875	
	<i>F</i> ₃ v. unbgr. <i>Compactum-Het.</i>													
	Typus II.													
»	<i>uu</i>	2750	1		17		13		5			30	250	
»	» isoliert	2751	$\frac{1}{2}$		10		3		11			24	150	
»	» frei abgebl.	2752	$\frac{1}{2}$		10		5		8			23	125	
	Summe		2		37		21		24			77	525	
2109	<i>B</i> , <i>F</i> ₂ 1921		1	17	9	49	11	17	1	4		111	200	
	<i>F</i> ₃ v. unbgr. <i>Compactum-Het.</i>													
	Typus I.													
»	<i>Uu</i> v. Modus <i>b</i>	2617	1	22				4				26	175	
	Typus II.													
»	<i>Uu</i> v. Modus <i>B</i>	2610	1	24	2	67	5	7	3			106	400	
»	» » »	2611	1	7	4	33	0	2				46	325	
»	» » »	2612	1	15	1	43	2	7				68	300	
»	» » »	2613	1	16	1	30	1	3				51	350	
»	» » »	2614	1	13		31	3	3				50	250	
»	» » »	2615	1	18	1	41	1	3	1			66	400	
»	» » »	2616	1	8		28	2	6				44	225	
»	» » »	2618	1	13	1	17	2	1				34	400	
»	» » »	2619	1	2		11	2					15	250	
	Summe		9	116	10	301	19	32	4			480	2900	

grannte Nachkommenschaften vom Normaltypus und eine, welche begrannte Pflanzen abspaltet, während alle 10 Nachkommenschaften von unbegrannt *Compactum* stammend nach dem Modus *B* spalten. Endlich sind unter Nr. 2109 10 von 17 unbegrannten *Compactum*pflanzen ausgesät worden. Von den Nachkommenschaften gehört eine zur Gruppe I, während 9 sich nach dem Modus *B* verhalten. —

ZUR SYMBOLIK DER ERBFORMELN.

In meinem Bericht (1922) habe ich, überall wo es möglich war allelomorphe Faktoren aufzustellen, die Symbolik der Presence-Absence Theorie angewendet, demnach für die Eigenschaften begrannt-unbegrannt die dominierende Anlage für Grannenlosigkeit mit *U* und die recessive Anlage für Begrannung mit *u* bezeichnet. Es taucht bereits hier eine Schwierigkeit auf, die darin besteht, dass es sich nicht mit Sicherheit entscheiden lässt, ob *U* in einem Faktor oder in mehreren polymeren Faktoren gegenwärtig ist. Die Analyse wird durch Koppelungserscheinungen erschwert. Das Verhältnis gestaltet sich noch schwieriger, wenn wir zu den drei Phänotypen: Normal-, Speltoid- und *Compactum*typus kommen; sie bilden ein Dreieck, das nicht als ein Fall der multiplen Allelomorphic aufgefasst werden kann, da der Bastard zwischen zwei beliebigen Typen immer den dritten Typus in grösserer oder geringerer Zahl heterozygotisch abspaltet. Diese Tatsachen lassen sich nicht durch die Symbolik der Presence-Absence Theorie ausdrücken. Ich habe es daher vorgezogen die Anfangsbuchstaben der Phänotypen als Bezeichnung für die entsprechenden Gameten zu benutzen, ohne Allelomorphen aufzustellen. Demnach wird mit *N* eine Normaltypusgamete, mit *Sp* eine Speltoidgamete und mit *SpC* eine *Compactum*gamete bezeichnet. Dieses eigenartige Dreieckverhältnis wird verständlich, sobald man annehmen darf, dass die *Compactum*gamete eine Speltoidgamete ist, in welcher ein bestimmtes Chromosom fehlt. Das Verhältnis zwischen dem Normal- und dem Speltoidtypus ist aber noch nicht soweit klargelegt, als dass ich im Stande wäre, dies mit Hilfe der üblichen Symbole zu formulieren. Ich behalte daher auch hier die bis jetzt angewendete Symbolik bei, die nur um ein Symbol *NC* erweitert wird, das in Übereinstimmung mit *SpC* eine Normaltypusgamete, in welcher ein Chromosom fehlt, bezeichnen soll.

DIE ZYGOTENBILDUNG BEI SELBSTBESTÄUBUNG.

Wenn wir die obige Symbolik zur Formulierung der Erbformeln heranziehen, muss der Verlauf der Zygotenbildung bei Selbstbestäubung

sich ungefähr so gestalten, wie es in den Schemen *A* und *B* dargelegt ist. Bei der Ausarbeitung dieser Schemen wurden die bereits veröffentlichten (1922) Kreuzungsuntersuchungen, soweit sie reichen, berücksichtigt. Danach wird vorausgesetzt, dass sämtliche männliche Gameten mit sämtlichen weiblichen Gameten lebensfähige Zygoten in gleichen Zahlenverhältnissen liefern. Übrigens sind beide Schemen analog und unterscheiden sich nur darin, dass der Faktor *U* in *A* an den Compactumtypus und in *B* an den Normaltypus gebunden ist.

Schema A.

	♀	<i>N</i>	<i>NC</i>	<i>Sp</i>	<i>SpC</i>	
♂		8 <i>uu</i>	1 <i>U</i>	30 <i>uu</i>	8 <i>U</i>	1 <i>u</i>
<i>N</i>	3 <i>UU</i>	24	3	90	24	3
	6 <i>Uu</i>	48	6	180	48	6
	24 <i>uu</i>	192	24	720	192	24
<i>SpC</i>	8 <i>U</i>	64	8	240	64	8
	1 <i>u</i>	8	1	30	8	1

Schema B.

	♀	<i>N</i>	<i>NC</i>	<i>Sp</i>	<i>SpC</i>	
♂		8 <i>UU</i>	1 <i>u</i>	30 <i>uu</i>	8 <i>u</i>	1 <i>U</i>
<i>N</i>	24 <i>UU</i>	192	24	720	192	24
	6 <i>Uu</i>	48	6	180	48	6
	3 <i>uu</i>	24	3	90	24	3
<i>SpC</i>	1 <i>U</i>	8	1	30	8	1
	8 <i>u</i>	64	8	240	64	8

Wenn die Annahme gemacht wird, dass ein Hemmfaktor, ein *U*, in dem bei der Bildung des Compactums ausfallendem Chromosom lokalisiert ist, dann sollten die Bastarde vom Typus *A* um ein *U* weniger haben wie die Bastarde vom Typus *B*. Dieses Verhältnis kommt in den Spaltungsschemen dadurch zum Ausdruck, dass in die Normaltypusgameten 2 *U*-Faktoren hineingelegt werden, während die Compactumgamete nur 1 *U*-Faktor enthält. Leider wird die Zahl der *U*-Faktoren durch die Koppelungen verdeckt, so dass man nicht zuverlässig feststellen kann, ob einer oder mehrere Faktoren gegenwärtig sind. Worin besteht aber diese eigenartige Koppelung?

In der Nachkommenschaft nach Kreuzung A, in welcher *U* mit einer Compactumgamete eingeführt wird, erhält man auf 8 Gameten, die gleichzeitig Compactum und *U* enthalten, 1 Gamete in der Compactum und *u* zusammen vorkommen. Umgekehrt liefert Kreuzung B, in welche *u* mit einer Compactumgamete eintritt, 8 *u SpC* auf 1 *U SpC*. Wenn nun aber die Entstehung der Compactumanlage auf den Wegfall eines Chromosoms zurückzuführen ist, dann kann hier keine Rede von Faktorenkoppelung im MORGAN'schen Sinne sein. Die Erklärung muss wahrscheinlich, in Analogie mit BLAKESLEE's purpur-weissen *Poinsettia*-Heterozygoten, darin zu suchen sein, dass die hier implicierten Chromosomen bei der Gametenbildung nicht frei mendeln, sondern, z. B. innerhalb der Gruppe, welche das wegfallende Chromosom abgegeben hat, die Tendenz zeigen, während der Reduktionsteilung zu 2 und 3 zusammen zu verbleiben, in derselben Stellung in der sie zusammen in die Kreuzung eingetreten sind.

Eine ähnliche Auswechslung von Chromosomen innerhalb derselben Gruppe, welche hier von unbegrenzt Compactum zu begrenzt Compactum führt — vom Spaltungsmodus A zum Spaltungsmodus B, oder in Gametensymbolen ausgedrückt, von *U SpC* zu *u SpC* und umgekehrt — kann auch als von *U SpC* zu *UNC* herüberleitend angenommen werden. Es liegt nahe, falls diese Deutung richtig ist, die Ursache des Umschlagens in den Spaltungszahlen der Speltoid-Heterozygoten (NILSSON-EHLE 1921, LINDHARD 1922) in einem entsprechendem Verhalten zu suchen.

Über die in den Spaltungsschemen vorausgesetzte Heterogamie will ich nur noch erwähnen, dass eine Wahrscheinlichkeit für ihr Vorhandensein besteht. Nur fortgesetzte Untersuchungen können zeigen, ob auch hier männliche Gameten von der Formel ♂ *NC* gebildet werden, derart dass Squarehead-Heterozygoten vom Typus *Sp NC*, wie sie aus einer anderen Serie bekannt sind, zu Stande kommen können. Diese provisorischen Spaltungsschemen könnten zu einer Reihe anderer Fragestellungen Anstoss geben; auf diese näher einzugehen würde hier aber zu weit führen.

DER VERGLEICH ZWISCHEN DEN BERECHNETEN UND DEN GEFUNDENEN RESULTATEN.

Zum Schluss ist in *Tab. 5* ein Vergleich zwischen den auf Grund der Spaltungsschemen berechneten Zahlen und den in *F₂* und *F₃* gefundenen Resultaten angestellt. Soweit die Untersuchung reicht und

bei dem Grade der Zuverlässigkeit den die Untersuchung im Felde, angesichts der erwähnten so starken Lichtung des Pflanzenbestandes, wie sie stattgefunden hat, bieten konnte, ist die Übereinstimmung zwischen Voraussetzungen und Resultaten so gut, wie sie zu erwarten

TABELLE 5. Vergleich zwischen den berechneten Zahlen und den gefundenen Resultaten.

	Begrünnungs- Faktoren	Modus A			Modus B		
		Nach Schema A berechnet % Zahlen	Nachkom- menschaften in F_3	Pflanzenzahl in $F_2 + F_3$ % (741 Pflanzen)	Nach Schema B berechnet % Zahlen	Nachkom- menschaften in F_3	Pflanzenzahl in $F_2 + F_3$ % (1943 Pflanzen)
Normaltypus NN	UU	—	—	—	11,9	10	(16,8)
	Uu	3,6	4	(4,6)	1,2	1	(2,1)
	uu	9,5	—	(8,8)	—	—	—
Speltoid-Heterozygote ♀ <i>Sp</i> ♂ <i>N</i>	Uu	13,4	—	13,6	44,6	—	52,4
	uu	35,7	—	35,5	4,5	—	5,8
Squarehead-Heterozygote ♀ <i>Sp</i> ♂ <i>SpC</i>	Uu	11,9	9	(15,6)	1,5	2	(2,4)
	uu	,5	—	(1,4)	11,9	—	(5,6)
Compactum-Heterozygote I. ♀ <i>NC</i> ♂ <i>N</i>	UU	0,4	—	18,2	—	—	12,6
	Uu	1,2	2		—	—	
	Uu	—	—		1,5	2	
	uu	—	—		0,1	—	
Compactum-Heterozygote II. <i>SpC N</i>	UU	3,6	4	0,1	1,9	—	1,4
	Uu	12,7	12		0,1	—	
	Uu	0,4	1		15,1	28	
	uu	1,6	—		1,2	—	
Kurz Compactum und Zwerg-Compactum ♀ <i>NC</i> ♂ <i>SpC</i> und <i>SpC SpC</i>	UU	3,6	—	2,2	0,1	—	0,8
	Uu	0,8	—		0,8	—	
	uu	0,1	—		3,6	—	

war. Es sind aber noch mannigfache Untersuchungen zur Erreichung der nötigen Sicherheit in der Beurteilung der Resultate nötig. Die Hauptschwäche der Untersuchungen liegt darin, dass die begrannnten Squareheadpflanzen aus F_2 im J. 1921 gar nicht ausgesät wurden. Es kann aber nach den vorliegenden Resultaten angenommen werden, dass in Kreuzung A fast alle dem Normaltypus zufallen, in Kreuzung B

aber Squarehead-Heterozygoten sind. Zur Stütze dieser Auffassung kann angeführt werden, dass die begrannten Squareheadpflanzen in der *B*-Reihe deutlich kleiner und schwächer wie die unbegrannten waren. Die in Klammern gesetzten Zahlen sind der Anschaulichkeit wegen innerhalb des Phänotypus zu dem sie gehören, in Übereinstimmung mit den berechneten Zahlen, verteilt.

Die Squarehead-Heterozygoten in Tab. 1 können in zwei Gruppen mit verschiedenen Spaltungszahlen eingeteilt werden; die eine von diesen spaltet auch begrannte Pflanzen ab, die andere erscheint konstant unbegrant. Ähnliche konstant unbegrante Formen sind in F_1 nach Kreuzung von begrannten Speltoid-Homozygoten \times unbegrannten Compactum-Heterozygoten entstanden (vgl. Nr. 2192 1921, Tab. 25, 1922). Der Unterschied zwischen dieser und der in *begrant* spaltenden Gruppe lässt sich nicht auf Grund des Spaltungsschemas erklären, sondern bedarf einer näheren Untersuchung. Die Squarehead-Heterozygoten stellen im Ganzen eine besonders interessante Serie dar, die allem Anschein nach Komplikationen im Spaltungsmodus, sowohl aus der Compactum- wie aus der Speltoid-Heterozygotenreihe umfasst. Es würde hier aber zu weit führen auch auf die Eigenschaften dieser komplizierten Heterozygote näher eingehen zu wollen.

In den Tabellen 1—4 wird noch ein Typus unter der Bezeichnung Compactum I aufgeführt, der im Verhältnis 1 Squarehead : 1 Compactum-Heterozygote, oder mit einer etwas höheren Squareheadzahl für *Uu*-Heterozygoten, spaltet (vgl. auch 1922 Tab. 11). Dieser Typus ist auf sein Verhalten bei Kreuzungen nicht näher untersucht worden, es darf angenommen werden, dass er aus einer Normalgamete mit reduzierter und einer mit voller Chromosomenzahl besteht und dass er bei Selbstbestäubung Zygoten nach der Gleichung:

$$\text{♀}(NC + N) \times \text{♂}(N) = NCN : NN \text{ bildet.}$$

Der *A*-Typus, Tab. 1 und 2, gibt 2 Nachkommenschaften dieser Art, die die Bezeichnung I a haben, bei welchen *U* als an die Compactumgamete *NC* gebunden gedacht werden muss; der *B*-Typus, Tab. 3 und 4 gibt 2 mit I b bezeichnete Nachkommenschaften, bei welchen *U* als an die Normalgamete *N* geknüpft angenommen werden muss. Es müssen aber auch die *Uu*-Heterozygoten von diesen Compactumtypen, wie auf Grund der Kenntnis ihrer Konstitution, die wir von einer einzelnen anderen Reihe her haben, angenommen werden muss, ähnliche komplizierte Spaltungen geben wie wir sie für die *A*- und *B*-Reihe besprochen haben.

In vorliegenden Fällen ist die Speltoidmutation die primäre, die

Entstehung des Compactumtypus die sekundäre Erscheinung; die erstere Mutation muss deshalb als Ursache für die zweite angenommen werden. Schon auf Grund dessen liegt es nahe auch für Speltoidmutationen die Erklärung in Chromosomenkomplifikationen und nicht in Faktorenmutationen zu suchen. Umfassende Untersuchungen sind noch erforderlich, bis der Fall ganz klar vor uns liegt; es darf aber auch erhofft werden, dass eine erschöpfende Erforschung der in verschiedenen Speltoidreihen vorkommenden Komplifikationen einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der Genetik des Weizens liefern wird. —

SUMMARY.

In offspring of the Normal type heterozygous Speltoid mutants appear, from this, again, Compactum heterozygotes mutate, in the progeny of which Squarehead heterozygotes appear. According to the results from reciprocal crosses the relation between these mutants can be symbolised thus: $N \times N = \text{Normal type}$; $Sp \times N = \text{Speltoid heterozygote}$; $SpC \times N = \text{Compactum heterozygote}$ and $Sp \times SpC = \text{Squarehead heterozygote}$ (LINDHARD 1922).

In the three last named heterozygotes the Normal, Speltoid and Compactum types form a kind of triangle not to be explained by multiple allelomorphism, for the hybrid between any two of these three types can segregate the third in heterozygous condition.

Preliminary investigations (by Dr. Ø. WINGE) of the cytology of these mutants lead to the presumption that the Squarehead heterozygote $Sp SpC$ and the Compactum heterozygote $SpC N$ have only 41 instead of 42 chromosomes in the somatic cells. Accordingly the Compactum gamete SpC should contain only 20 instead of 21 chromosomes and consist of a Speltoid gamete lacking a certain chromosome. When this is finally established, the problem of the triangle will be partly solved.

Compactum heterozygotes, which are heterozygous in the factor for awns also, segregate awned and awnless offspring in different ratios from the two different crosses:

$A = \text{awnless Compactum} \times \text{awned Normal type, and,}$

$B = \text{awned Compactum} \times \text{awnless Normal type, or}$

(when $U = \text{awnless}$ and $u = \text{awned}$) $A = USpC \times uN$. According to the ratio of awned offspring this hybrid should produce about 8 gametes with the composition $USpC$ to 1 $uSpC$. Conversely $B = uSpC \times$

UN produce about 8 *uSpC* : 1 *USpC* gametes. Reciprocal crosses give alike results.

This linkage between the factor *U* and the missing of one chromosome (which brings about the Compactum type) can be explained in accordance with the behavior of BLAKESLEE's purple — white *Poinsettia* mutant of *Datura Stramonium*, if we presume that some chromosomes brought in together by the crossing do not give random assortment by disjunction but more frequently follow each other to the same pole and less frequently separate and go to opposite poles. (BLAKESLEE 1922, p. 24—25).

ZITIERTE LITERATUR.

1. BLAKESLEE, A. F., BELLING, JOHN and FARNHAM, M. E. 1920. Chromosomal Duplication and Mendelian Phenomena in *Datura* Mutants. *Science*, N. S. Vol. 52 p. 388—390.
2. — 1922. Variations in *Datura*, due to Changes in Chromosome Number. *The American Naturalist*, Vol. LVI Nr. 642 p. 16—31.
3. LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. Eine Untersuchung über die Nachkommenschaft eines im Kolbenweizen aufgetretenen Speltoidmutanten. *Hereditas*, Bd. III p. 1—90.
4. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. *Botaniska Notiser*, S. 305—329.
5. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen II). *Hereditas*, Bd. I, S. 277—311.
6. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen III). *Hereditas*, Bd. II, S. 25—76.

ZUR ANALYSE DER VERERBUNGS- FAKTOREN DER PAPILLARMUSTER

VON KRISTINE BONNEVIE

»INSTITUT FOR ARVELIGHETSFORSKNING» DER UNIVERSITÄT, KRISTIANIA

(Vorläufige Mitteilung)

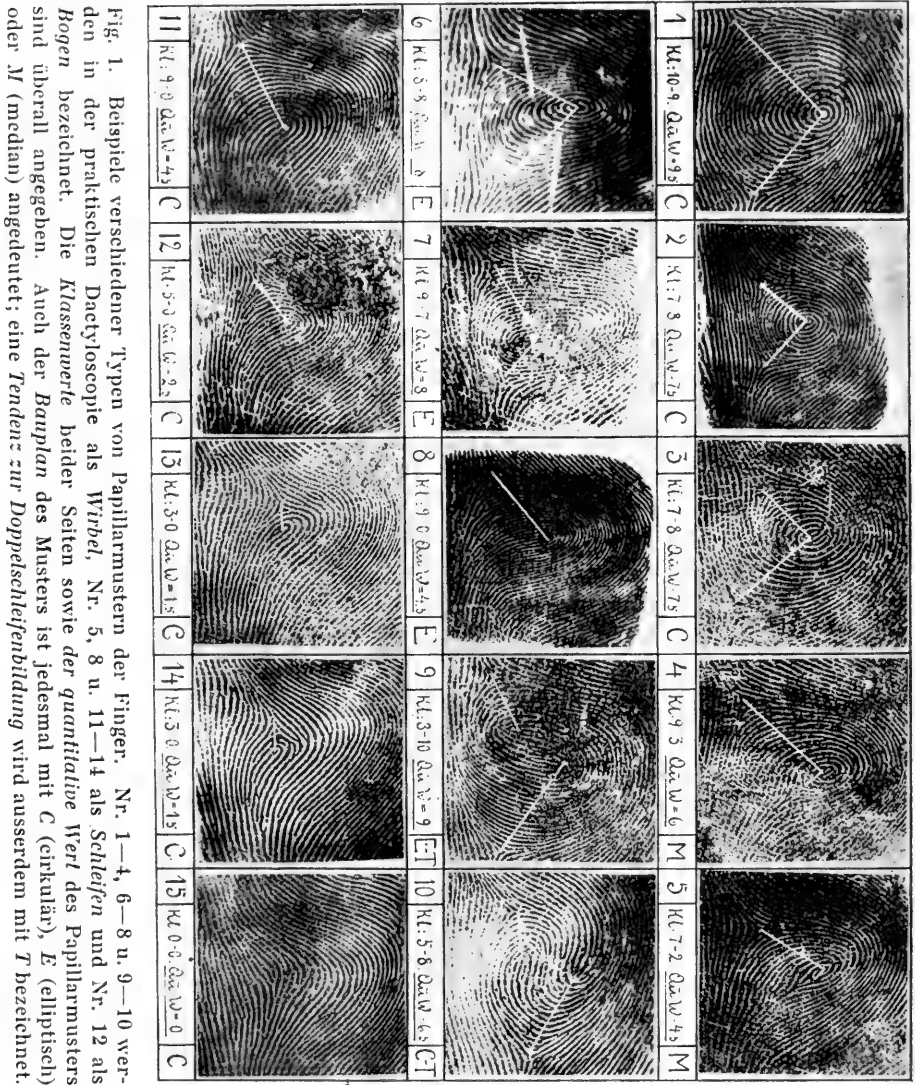
DIE aufmerksame Betrachtung einer Anzahl von Fingerabdrücken wird bald zeigen, was auch von früheren Forschern (WHIPPLE, SCHLAGINHAUFEN) erwähnt worden ist, dass die in der Identifikationspraxis benützte Typen-Einteilung der Papillarmuster für ihre natürliche Formenverwandtschaft keinen vollgültigen Ausdruck gibt.

Man findet in Wirklichkeit alle Übergänge zwischen *Wirbeln* und *Schleifen* (Fig. 1, nr. 1, 3, 4, 5), zwischen *Schleifen* und *Bogen* (Fig. 1, nr. 11—15). Auch kann man Bilder finden die von *Wirbeln* direkt in *Bogen* überführen.

Zur selben Zeit wird man auch bald finden, dass der ganze *Bauplan* der Papillarmuster recht verschieden sein kann. Neben breiten Mustern mit *circulären* Wirbeln und mehr oder weniger transversal verlaufenden Schleifen- und Bogenlinien (Fig. 1, nr. 1—3, 10—15), wird man auch andere mit schmalen, *elliptischen* Wirbeln, und mit Schleifen und Bogen finden deren Linienverlauf eine annähernd verticale (longitudinale) ist (Fig. 1, nr. 6—9). Auffallend ist dabei, dass circuläre und elliptische Muster nicht gleichmässig miteinander gemischt sind, sondern dass die elliptischen Muster (»Simiadentypus«, KOLLMANN, »Fig. tensae«, SCHLAGINHAUFEN) nur bei relativ wenig Personen und zwar, innerhalb bestimmter Familien, gefunden werden, bei jeder Person aber meistens in so grosser Anzahl, dass die Fingerabdrücke solcher Personen dadurch völlig charakterisiert werden.

Sowohl bei der breiten, circulären, wie bei der elliptischen Form des Musters kann man das Auftreten von *Doppelschleifen* wahrnehmen, die mehr oder weniger deutlich spiralig um einander gewunden sind (Fig. 1, nr. 9—10). — Beide Doppelschleifen sind aber nicht immer gleich gut entwickelt; auch hier finden wir alle Übergänge zwischen voll entwickelten Mustern, die in der praktischen Klassifikation als *Wirbel* bezeichnet werden, und auf der anderen Seite weniger entwickelten, die als *Schleifen* oder sogar als *Bogen* charakterisiert

werden müssen; die Tendenz zur Doppelschleifenbildung lässt sich doch auch in solchen Mustern deutlich erkennen. Auch hier ist es auffallend, wie man, um eine fortlaufende Reihe von Übergangs-Bildern



zusammenstellen zu können, zwischen einfachen und komplizierten Mustern alle Bilder unter den Fingerabdrücken von einer einzelnen oder unter denjenigen von nahe verwandten Personen auswählen muss.

Serien, wie die hier besprochenen, haben mir *erstens* den bestimmten

Eindruck gemacht, dass für die Papillarmuster jeder einzelnen Person *eine bestimmte genotypische Anlage* zu Grunde liegt, deren phänotypische Entwicklung aber auf den verschiedenen Fingern sich verschieden gestaltet.

Zweitens haben sie mir auch gelehrt, dass eine solche genotypische Anlage keineswegs einfach sein kann, sondern dass der *Bauplan* (cirkuläre oder elliptische Form, Tendenz zur Doppelschleifenbildung) einerseits von der mehr oder weniger vollen Entwicklung, *dem quantitativen Wert* eines Musters andererseits, getrennt werden muss.

Die Erbllichkeit der hier erwähnten Komponenten der Papillarmuster ist an einem Material von ca. 200 Individuen, die vielfach in Familiengruppen zusammengehören, von mir untersucht worden. — In dieser Mitteilung sollen jedoch nur die Resultate in bezug auf den *quantitativen Wert* kurz erörtert werden, indem ich für den *Bauplan* nur bemerken möchte, dass sowohl die *Form* (cirkulär (C) oder elliptisch (E)) als auch die *Tendenz* (T) zur Doppelschleifenbildung sich als unabhängig erblich erwiesen haben.

Der *quantitative Wert* eines Papillarmusters ist zwar bei der üblichen Einteilung in Bogen, Schleifen und Wirbeln überall schon in Betracht gezogen worden. Diese Einteilung ist aber, selbst wenn die ganze Reihe von »Varietäten« mit hinein gezogen wird, doch nicht fein genug um für die vielen Übergänge einen exakten Ausdruck zu geben. Ein Vergleich, nicht nur zwischen einzelnen Fingern, sondern zwischen Individuen, d. h. zwischen Gruppen von je 10 Fingern, würde mit der jetztigen Klassifizierung kaum möglich sein.

Ich habe daher den Versuch gemacht, *den quantitativen Wert* der Papillarmuster in *Zahlen* auszudrücken, indem ich dieselbe Methode weiter entwickelt habe, die für die Gruppeneinteilung der Schleifen in der praktisch gebräuchlichen Klassifikation schon Anwendung gefunden hat, — nämlich *das Zählen von Papillarlinien zwischen dem Delta und dem Zentrum* auf jeder der beiden Seiten eines Musters (Siehe *Fig. 1*, nr. 1—15).

Jede Seite eines Musters kommt so in eine gewisse Klasse zu stehen, indem *Kl. 10* die grösste Entfaltung des Musters mit mehr als 20 Linien zwischen Delta und Zentrum repräsentiert; *Kl. 0*, auf der anderen Seite, bedeutet, dass überhaupt kein Delta existiert. Der Mittelwert der beiderseitigen Klassen wird dann als *der quantitative Wert* eines Papillarmusters bezeichnet. Durch Summierung dieser Werte von allen 10 Fingern findet man so zuletzt auch *den individuellen quantitativen Wert*.

Die Klassenwerte eines Individuums werden danach zwischen 0 (Bogen auf allen Fingern) und 100 (voll entwickelte Wirbel auf allen Fingern) variieren können.

Bevor ich zur Besprechung der Frage über die Vererbung des

4

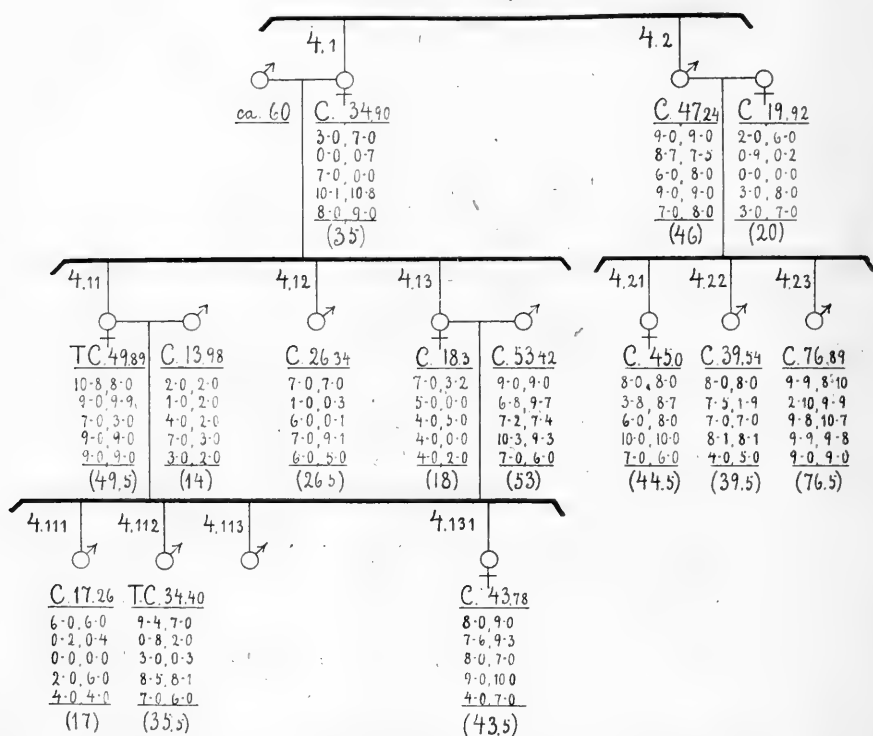


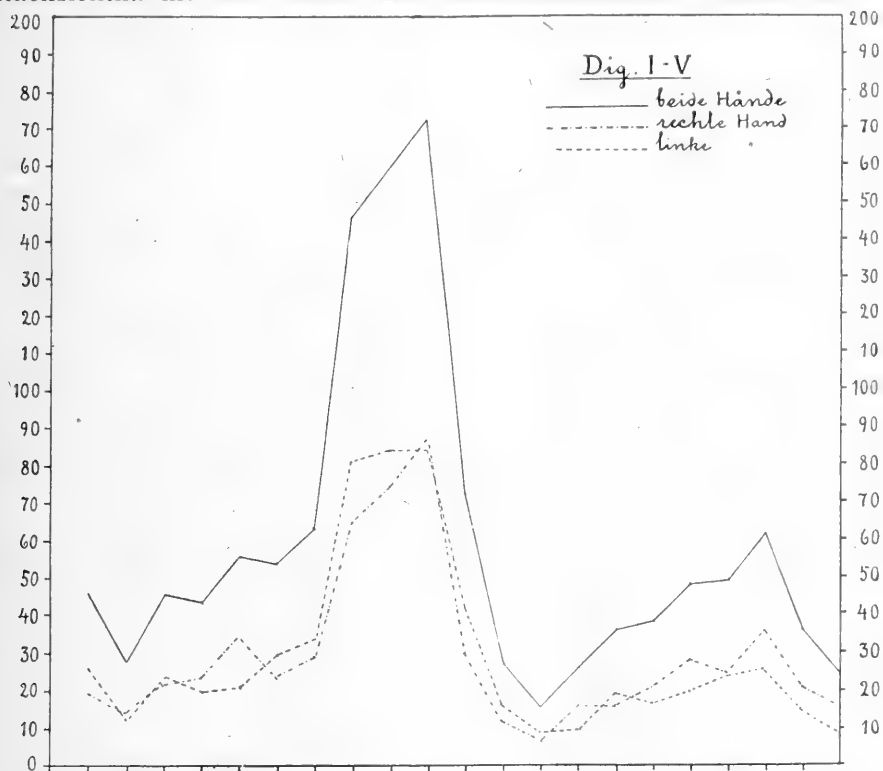
Fig. 2. Familientafel mit Berücksichtigung der Papillarmuster sämtlicher Finger. Die Individuen sind, in der im »Inst. f. Arvelighetsforskning« gebräuchlichen Weise, mit Dezimalziffern bezeichnet, die für jedes Individuum seine Stellung innerhalb der hier demonstrierten Fam. 4 vollauf charakterisiert.

Für jedes Individuum sind die Papillarmuster der 10 Finger mit ihren Klassenwerten aufgeführt worden. Der quantitative Wert des Individuums, durch Summierung aller Fingerwerte gefunden, ist jedesmal unten in (-) angeführt, während oben (unterstrichen) der »korrigierte« quantitative Wert, sowie auch der für das Individuum charakteristische Bauplan der Papillarmuster angegeben ist. C, Circular. T, Tendenz zur Doppelschleifenbildung.

quantitativen Wertes übergehe, möchte ich auf einer Familientafel (Fig. 2) demonstrieren, wie für jedes Individuum nicht nur die Merkmale des Individuums, sondern auch die quantitativen Werte sämtlicher 10 Finger übersichtlich eingetragen werden können. Wer mit dieser Arbeitsmethode erst vertraut worden ist, kann sich aus den für

jede Person zusammengestellten Zahlen sogleich von den Hauptlinien aller Papillarmuster ein recht klares Bild machen.

Man sieht auf den Familientafeln für jedes Individuum zwei nicht sehr verschiedene Zahlenangaben für den quantitativen Wert. Die eine Zahl, in (), ist direkt durch Summierung aller Klassenwerte der Finger erhalten; die andere Zahl, unterstrichen, ist der, unter Rücksichtnahme auf einer sehr charakteristischen Verschiedenheit



Q. W.: 0 0,5 1 1,5 2 2,5 3 3,5 4 4,5 5 5,5 6 6,5 7 7,5 8 8,5 9 9,5 10
Fig. 3. Kurve der Verteilung von 1250 Fingern, nach den quantitativen Werten ihrer Papillarmuster geordnet.

aller zehn Finger mit bezug auf die statistische Verteilung der Papillarmustertypen, *korrigierte quantitative Wert des Individuums*. Für jeden Finger ist, unter 125 Individuen, zuerst der Durchschnittswert berechnet; dieser Wert von Dig. II der rechten Hand ist dann den andern Fingern gegenüber als Einheit betrachtet worden, und so ist für jeden einzelnen der übrigen Finger ein Korrektionsfaktor berechnet, womit sein Wert vor der endgültigen Summierung jedesmal multipliziert werden sollte.

Es ist diese Korrektion in meinen Familientafeln überall ausgeführt worden. Es zeigt sich indessen, dass der Unterschied zwischen korrigiertem und unkorrigiertem quantitativen Wert der Individuen überall recht klein ist, so dass er für die Vererbungsfragen wohl kaum in Betracht kommen würde. Für jeden einzelnen Finger kann die Korrektion jedoch einen recht hohen Betrag zeigen, und für einen Vergleich zwischen Fingern würde sie unentbehrlich sein. Beim Summieren aller Werte eines Individuums werden aber die Unterschiede der einzelnen Finger in auffallender Weise ausgeglichen.

Dieses Ausgleichen der grossen und anscheinend regellosen Unter-

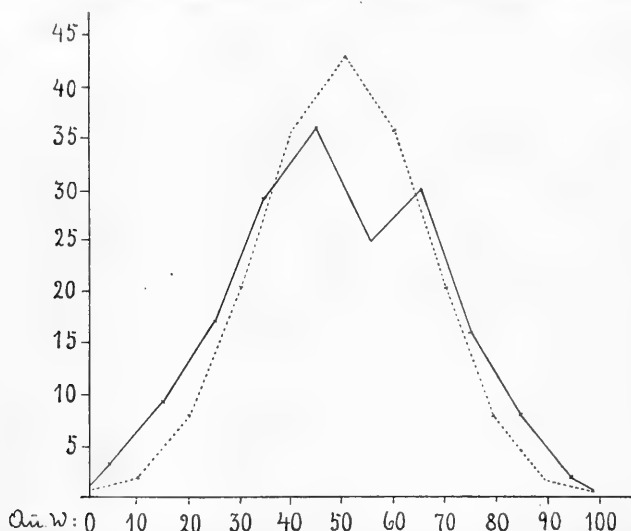


Fig. 4. Kurve der Verteilung von 175 Individuen nach ihren quantitativen Papillarmusterwerten geordnet. Zum Vergleich, gestrichelt, die Binomialkurve.

schiede der Finger, wenn man von einer Betrachtung derselben zu einer Untersuchung der quantitativen Werte der Individuen übergeht, lässt sich vielleicht noch klarer durch Kurven demonstrieren.

Die *quantitativen Werte* aller Finger von 125 Individuen (5 : 1250 Finger) geben eine recht unregelmässige Kurve (Fig. 3) mit einem hohen Maximum über den Werten 3,5—4,5 (Schleifen), ein anderes, viel weniger hohes, über den Wert 9 (Wirbel). Zwischen diesen beiden Maxima sieht man über den Wert 6 ein tiefes Minimum. Die Kurven von Fingern der rechten und der linken Hand derselben Individuen zeigen einen ähnlichen Verlauf.

Nach einer solchen Betrachtung der quantitativen Werte einzelner Finger wirkt die entsprechende *Kurve der Individuen* (Fig. 4)

überraschend. Diese Kurve zeigt wohl auch noch zwei Maxima, die einander aber sehr genähert sind, und zwischen denen sich auch kein tiefes Minimum befindet. Sonst nähert sich die Form der Kurve in auffallender Weise derjenigen der Binomialkurve. Ich habe auch guten Grund zur Annahme, dass der doppelte Gipfel der Kurve auf einer Unvollkommenheit der Klasseneinteilung hinsichtlich der grössten Schleifen beruht, — und dass daher die Übereinstimmung mit der Binomialkurve noch grösser sein würde.

Die verschiedenwertigen Fingermuster sind allem Anschein nach nicht regellos auf die Individuen verteilt, sondern *jedes Individuum repräsentiert mit Bezug auf seine Papillarmuster einen bestimmten quantitativen Wert; nur innerhalb der diesem Werte gesetzten Grenzen dürfen die einzelnen Muster variieren.*

Die grosse Mehrzahl der Individuen repräsentiert mit Bezug auf ihre Papillarmuster, wie die Kurve zeigt, einen mittleren quantitativen Wert. Die höheren, sowie die niedrigeren Werte werden von einer zu beiden Seiten symmetrisch abnehmenden Anzahl Individuen getragen. Die extremen Werte 0 und 100 würden daher bei einer verschwindend kleinen Anzahl Individuen zu erwarten sein.

Schon die Tatsache, dass der individuelle Wert 0 (einfache Bogen auf allen 10 Fingern) in meinem Material bei zwei Brüdern gefunden worden ist und dass auch ganze Familiengruppen mit auffallend niedrigen quantitativen Werten der Papillarmuster gefunden wurden, während zur selben Zeit zwei Individuen deren Papillarwerte ungewöhnlich hoch waren (zwischen 90 und 100 liegen) auch nahe verwandt sind, — schon diese Tatsachen würden ein starkes Indizium repräsentieren, dass hier ein erblicher Charakter vorliegt.

Dieser Eindruck wird durch eine Betrachtung der verschiedenen Familien-Gruppen noch stärker. Der leichteren Übersicht halber ist jede Familie (Elternpaar mit Kindern) auf horizontale Linien aufgetragen, jedes Individuum an einer, den quantitativen Wert desselben bezeichnenden Stelle (Fig. 5).

Man sieht, wie in einer ganzen Reihe von Fällen die quantitativen Werte der Kinder zwischen, oder auch etwas ausserhalb denen der beiden Eltern sich einstellen, und zwar oft gleichmässig über die ganze Linie der betreffenden Generation verteilt. Ein solches Auftreten eines erblichen Charakters deutet auf *Polymerie der Erbfaktoren* hin, was auch mit der symmetrischen Kurve der untersuchten Population wohl übereinstimmen würde.

Es gibt aber in meinem Material auch einige Familien, wo die

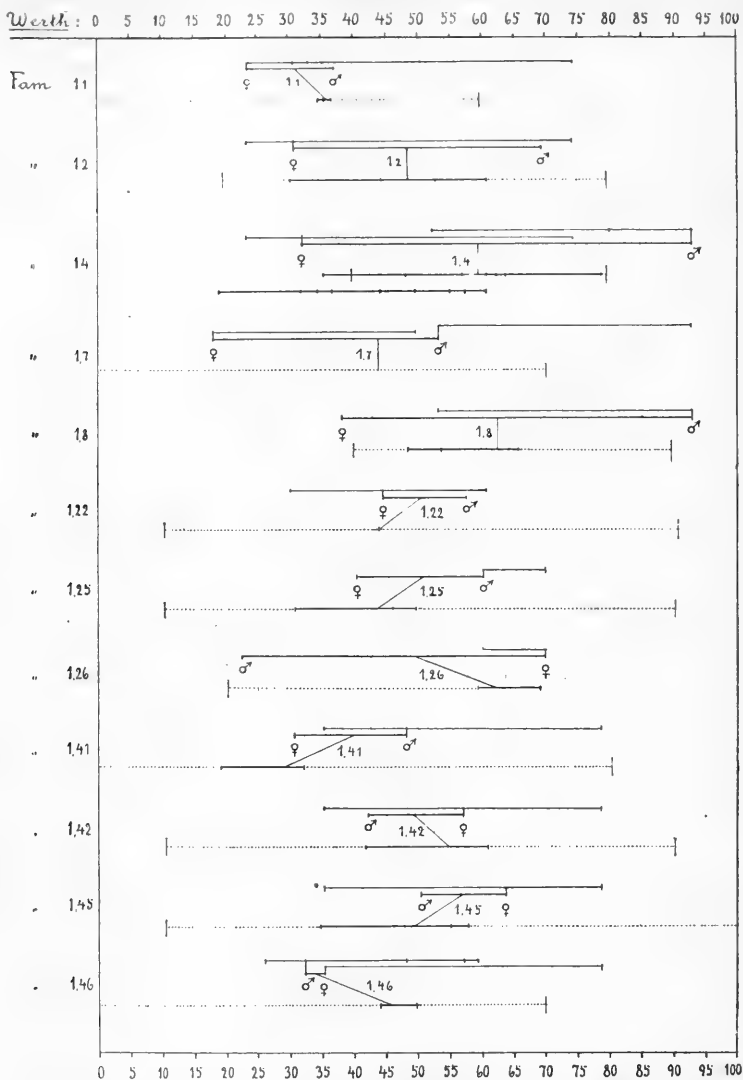


Fig. 5. Schematische Darstellung der individuellen Papillarmusterwerte innerhalb einer Reihe Familiengruppen. Beide Eltern (♂ u. ♀) sind, in jeder Familie, auf einer horizontalen Linie an denjenigen Stellen eingetragen, wo sie ihren quantitativen Werten nach hineinpassen. Die Werte der Kinder sind in derselben Weise jedesmal auf die untere horizontale Linie aufgetragen, während die für 5 polymere Faktorpaare berechnete maximale Variation der Kinder durch gestrichelte Linien angedeutet wird. — Wo die Eltern, oder Eines von beiden, auch Geschwister haben, deren Papillarmusterwerte bekannt sind, da sind dieselben auf eine dünne horizontale Linie oberhalb der Elternlinie aufgetragen. An einer Stelle (Fam. 1, 4) sind auch die untersuchten Enkel mit ihren Werten auf einer Linie unterhalb der Kinderlinie aufgetragen.

Abweichung im quantitativen Wert der Papillarmuster zwischen Eltern und Kindern recht bedeutend erscheint (z. B. Fam. 1, 46, Fig. 5). Um zu prüfen, ob auch diese Fälle durch eine Annahme von polymeren Erbfaktoren erklärt werden können, musste man auch die *Anzahl* der polymeren Faktorpaare kennen, um dann für jeden einzelnen Fall die zu erwartende Variationsbreite berechnen zu können.

Um hier auf sicherem Boden weiter zu kommen, müsste man aber eine hinreichend grosse F_2 -Generation haben, um die Zahl der *recessiven* oder *dominanten Homozygoten* bestimmen zu können. Dies wäre aber bei menschlichem Material ausgeschlossen, und eine wissenschaftlich sichere Bestimmung der Anzahl der polymeren Erbfaktoren, die zusammen den quantitativen Wert der Papillarmuster bewirken, wird sich wohl nie ausführen lassen.

Um jedoch meine Arbeitshypothese weit genug auszubauen, um alle Einzelfälle meines Familienmaterials kontrollieren zu können, habe ich in einem grossen von mir statistisch untersuchten norwegischen Material von 24,518 Individuen die Anzahl derjenigen Individuen bestimmt, deren Papillarmuster extreme quantitative Werte, 0 oder 100, zeigen. Diese grosse Population würde ebenso wie die kleine von mir untersuchte, sehr wahrscheinlich eine der Binomialkurve ähnliche Kurve bilden. Beide Populationen stimmen nämlich mit Bezug auf das zahlenmässige Auftreten der Papillarmuster-Typen auf den einzelnen Fingern sehr wohl überein.

Es gibt unter den statistisch untersuchten 24,518 Individuen deren 26 mit einem quantitativen Wert 0, und auf der anderen Seite 28 Individuen mit dem Wert 100. Dies würde aber in einer binomialen Kurve 1 : 943, oder recht nahe 1 : 1,024 heissen, was eben die Kurve von 5 polymeren Faktoren repräsentieren würde.

Unter dieser hypothetischen Annahme von 5 Faktorpaaren, deren Wirkung als gleich gross und als cumulativ vorausgesetzt worden ist, sind nun auch alle in meinem Familien-Material vorkommenden Einzelfälle kontrolliert worden. Für jede derselben ist die maximale Variationsbreite berechnet, und auch in die Tafeln eingetragen worden. Ein Vergleich mit den empirisch gefundenen Werten der Kinder zeigt, mit einzelnen hier nicht zu besprechenden Ausnahmen, dass dieselben innerhalb der berechneten Variationsgrenzen liegen, wenn auch die Abweichung zwischen Eltern und Kindern recht bedeutend zu sein scheint.

Die hier dargestellte Überlegung, die wohl nicht sicher genug ist, um eine bestimmte Anzahl der polymeren Faktoren endgültig festzu-

stellen, wird doch für die Annahme eine wichtige Stütze abgeben, dass der quantitative Wert der Individuen mit Bezug auf ihre Papillarmuster von polymeren Erbfaktoren bestimmt wird.

Zuletzt möchte ich noch ein Paar Worte über die Papillarmuster identischer Zwillinge hinzufügen. Mein Material ist nicht gross, nur 11, oder vielleicht 14 Paare umfassend. Es ist aber schon gross genug um als Kontrolle meiner oben dargestellten Schlüsse über die Vererbung zu dienen.

Die quantitativen Werte der Papillarmuster stimmen bei Zwillingen bedeutend besser überein als bei Geschwistern im allgemeinen, wenn sie auch nur in einem Fall als identisch gefunden wurden. Identisch sind ja indessen auch nicht die Werte der beiden Hände eines Individuums, und grössere Übereinstimmung wäre natürlich nicht für die identischen Zwillinge zu erwarten als für die rechte und linke Hand eines Menschen. — Es ist jedoch hier von grossem Interesse, dass die Korrelation zwischen den quantitativen Werten beider zu einem Paar gehörigen Zwillinge derjenigen von beiden Händen einzelner Individuen viel näher steht, als der zwischen willkürlich zusammengestellten Geschwisterpaaren.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KOLLMANN, A. 1883. Der Tastapparat der Hand.
 2. SCHLAGINHAUFEN, O. 1905. Über das Leistenrelief der Hohlhand- u. Fusssohlen-Fläche der Halbaffen, Affen u. Menschenrassen. *Ergebn. d. Anat. u. Entw.* Bd. 15.
 3. WHIPPLE, I. 1904. The Ventral Surface of the Mammalian Chiridium. *Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol.* Bd. 7.
-

SOME REMARKS ABOUT THE DISTANCE BETWEEN THE GENES IN *DROSOPHILA* *MELANOGASTER*

BY DANIEL ROSÉN
KLIPPAN, SWEDEN

THE epoch-making theory formulated by MORGAN and his co-workers BRIDGES, MULLER, STURTEVANT a. o. to explain the coupling-behaviour of the genes in *Drosophila melanogaster* may now be said to be generally accepted among geneticists. GOLDSCHMIDT (1917), however, has recently attacked it, and CASTLE (1919) has later tried to formulate a new theory to explain the phenomena of coupling. In the following an attempt is made to add a few remarks on the distance between the genes in the chromosomes.

It has been shown by MORGAN and his co-workers that the genes in *Drosophila melanogaster* are placed in a row in a definite order, and that this order always remains the same at crossing over. A gene seems therefore capable of combining only with two genes, one of higher place number in the chromosome and one of lower place number. Thus the interchange of chromosome parts can only take place between corresponding groups of genes. CASTLE, in his attack on the MORGAN theory, emphasizes among other things that a purely mechanical theory cannot explain this behaviour. It seems necessary to assume the play of certain forces in order to reach an understanding of the interchange of chromosome parts in the above mentioned manner. WEINSTEIN (1918, pag. 149) seems to allude to something similar in the following: »If, therefore, the determinations of coincidence in this paper are valid and comparable with each other, they seem to show, that the twisting of the chromosomes during crossing over is loose; or, if it is tight, that the distance between the places of crossing over depends on other conditions than the mere tension due to twisting».

FEDERLEY (1913) explains the peculiar phenomena seen in the *Pygaera* bastards on the basis of the assumption that the conjugation of the chromosomes fail to appear because of lacking affinity. It seems therefore permissible to make the assumption that affinity plays

an important rôle in the interchange of the specific genes in the chromosomes, and that affinity controls crossing over at the places of contact during synapsis — the stage of crossing over according to MORGAN.

It has already been held forth that the genes are placed behind one another in a row. Granted that the genes, or the chromosome parts of the genes, possess a marked, mutual affinity the assumption lies close at hand that they also are mutually arranged according to their degree of affinity. A certain distance between them is then to be expected. Assuming a difference in affinity between different genes the question, however, may be raised if not the different »distance» between *contiguous genes* may be replaced by the assumption of different degrees of affinity but identical distances between the genes. Instead of assuming the distance between two genes to be two times the distance of a second pair the assumption may be made that the distances are identical, while the difference of affinity between the two first mentioned genes is two times the difference of affinity between the two latter. It is then to be expected that the two first mentioned should be more loosely connected allowing a force of the magnitude X to break them apart, while a force of the magnitude $2X$ is required to break the latter ones. We will assume that the genes A and B , C and D are placed in a row behind one another and that the distances between them are identical, while the differences in affinity between them are such that for breaking of the combination between C and D the force X is required, for breaking of the combination between B and C the force $2X$ is required and for breaking of A and B the force $3X$ is needed. Granted that these forces are at work upon one or the other combination at different moments the following results are obtained:

- | | | |
|----|--|------------------|
| 1. | In case of a force X working upon the combination CD | breaking |
| 2. | » » X » » | Bc no breaking |
| 3. | » » X » » | AB no » |
| 4. | » » $2X$ » » | cD breaking |
| 5. | » » $2X$ » » | BC » |
| 6. | » » $2X$ » » | AB no breaking |
| 7. | » » $3X$ » » | cD breaking |
| 8. | » » $3X$ » » | BC - » |
| 9. | » » $3X$ » » | AB » |

We thus obtain breaking of the combination CD in 3 cases, of the combination BC in two cases, and of the combination AB in one

case. If now in these cases the contact of the chromosomes takes place at corresponding points, e. g. between AB and Ab , between BC and bc and between CD and cD the assumption must be made that the number of crossing over at the three points will take place in the relation $1:2:3$. Instead of assuming the percentage of crossing over between contiguous genes to be proportional to »the distance» between them the presumption may be made that the distance between the different genes is the same in all the cases, and that the percentage of crossing over is proportional to the difference of affinity between the genes.

The hypothesis developed above bears resemblance in some points to the view expressed by GOLDSCHMIDT as to the »distance» between the genes. GOLDSCHMIDT (1917, pag. 83) writes as follows: »Er (MORGAN) sieht in den unbekannten, quantitativ bestimmten Kräften des Austauschs eine entsprechende Entfernung der Faktoren im Chromosom. Es ist aber doch klar, dass man jede Proportion geometrisch als Entfernungen auf einer Geraden darstellen kann. Wenn diese Darstellung also in gegebenen Fall stets mit Tatsachen übereinstimmt, so beweist das nicht etwa, dass nun wirklich Entfernungen auf einer Geraden hinter der Erscheinung als Ursache stehen, sondern es beweist nur, dass irgend welche Kräfte im Spiel sind, deren relativen Effekt als Entfernungen auf einer Geraden dargestellt werden können».

The percentage of crossing over between A and C (B being present) equals the sum of the percentage of crossing over between A and B and B and C . The percentage value may, however, be less than this sum if B is absent, as the degree of affinity between A and C may either equal the sum of the affinity degrees between A and B and B and C , or it may be less than this sum. Corresponding phenomena are not unknown in *Drosophila melanogaster*. Whether or not these phenomena may become better explained on the basis of the above developed hypothesis cannot yet, however, be ascertained.

SUMMARY.

It has been shown by MORGAN and co-workers that the genes in *Drosophila melanogaster* are situated in a row behind one another in a definite order. It is believed that the distance between contiguous genes is different, and that the different number crossing over obtained

between these genes depends upon this circumstance. However, according to the writer, the assumption may be made that the distance between contiguous genes always remains the same, and that they are more or less loosely combined on account of different degrees of affinity. The different percentages of crossing over obtained may be due to differences in degree of affinity between the different genes.

LITERATURE CITED.

1. CASTLE, W. E. 1919. Is the arrangement of the genes in the chromosome linear? — *Proceed. Nat. Acad. of Sciences* 5.
 2. FEDERLEY, H. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygæra anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. — *Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre*. Bd IX.
 3. GOLDSCHMIDT, R. 1917. Crossing over ohne Chiasmatype? — *Genetics* 2.
 4. MORGAN, TH. H. 1921. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. NACHTSHEIM. Berlin.
 5. MORGAN, TH. H., STURTEVANT, A. H. and BRIDGES, C. B. 1920. The evidence for the linear order of the genes. — *Proceed. Nat. Acad. of Sciences* 6.
 6. STURTEVANT, A. H. 1917. Crossing over without chiasmatype? — *Genetics* 2.
 7. STURTEVANT, A. H., BRIDGES, C. B. and MORGAN, TH. H. 1919. The spatial relations of genes. — *Proceed. Nat. Acad. of Sciences* 5.
 8. WEINSTEIN, A. 1918. Coincidence of crossing over in *Drosophila melanogaster*. — *Genetics* 3.
-

ÜBER EINEN FALL VON KOPPELUNG UND FREIE KOMBINATION BEI ERBSEN

VON C. HAMMARLUND
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA
(Vorläufige Mitteilung)

IM Sommer 1918 wurden für praktische Zwecke eine grosse Anzahl Kreuzungen zwischen verschiedenen Erbsen-Pedigreen ausgeführt. Unter diesen waren auch einige, über die ich hier kurz berichten möchte.

Eine Pedigree, mit der Parzellennummer 306—18, ist eine *Pisum sativum saccharatum*, die von den gewöhnlichen Zuckererbsen durch goldgelbe Hülsen, blassgelben Kelch, Blattstiele, Blattrippen, Ranken und Stengel sich unterscheidet. Im folgenden wird diese Sorte als mit *weissen Blüten und gelben Hülsen* bezeichnet.

Eine andere Pedigree, mit der Parzellennummer 460—18, ist eine *Pisum arvense saccharatum*, deren Kennzeichen, die hier in Betracht kommen, die gewöhnlichen für die Art charakteristischen sind, d. i. *violette Blüten und grüne Hülsen*.

Kreuzung A. 306—18 × 460—18.

Die Mutterpflanze hatte weisse Blüten und gelbe Hülsen, die Vaterpflanze violette Blüten und grüne Hülsen.

F_1 (1869—19) hatte 10 Pflanzen mit violetten Blüten und grünen Hülsen.

F_2 zeigte eine regelmässige Spaltung nach 9 : 3 : 3 : 1, wie aus Tabelle 1 ersichtlich.

Die gefundenen Spaltungszahlen stimmen sehr gut mit den berechneten überein:

$$186,75 \pm 9,04 \text{ (D/m} + 0,8) : 62,25 \pm 7,11 \text{ (D/m} - 0,3) : 62,25 \pm 7,11 \text{ (D/m} - 0,6) : 20,75 \pm 4,41 \text{ (D/m} - 0,2)$$

was, da alle Abweichungen innerhalb des Spielraumes des Mittelfehlers liegen, beweist, dass die Eltern sich von einander in *zwei unabhängig spaltenden* Erbfaktoren unterscheiden.

Die reziproke Kreuzung wurde auch ausgeführt, ging aber in F_1 verloren.

Kreuzung B. 306—18 × 460—18.

Die Mutterpflanze war dieselbe wie in Kreuzung A. Die Vater-

TABELLE 1. F_2 von Kreuzung A.

Parz. Nr.	Anzahl Pflanzen mit				Summe Pflanzen
	viol. Blüten grünen Hülsen	viol. Blüten gelben Hülsen	weissen Blüten grünen Hülsen	weissen Blüten gelben Hülsen	
3388—20	40	13	13	5	71
3389—20	10	3	3	1	17
3390—20	64	13	18	2	97
3391—20	21	9	6	4	40
3392—20	10	3	2	1	16
3393—20	31	10	8	6	55
3394—20	5	2	2	—	9
3395—20	6	5	3	1	15
3397—20	3	1	1	—	5
3398—20	4	1	2	—	7
Summe	194	60	58	20	332

pflanze war nicht dieselbe, stammte aber aus derselben Mutterpflanze wie die Vaterpflanze in Kreuzung A und war von dieser morphologisch nicht zu unterscheiden.

Die F_1 -Parzelle (1869—19) hatte 13 Pflanzen, alle mit violetten Blüten und grünen Hülsen wie in Kreuzung A.

TABELLE 2. F_2 von Kreuzung B.

Parz. Nr.	Anzahl Pflanzen mit				Summe Pflanzen
	viol. Blüten grünen Hülsen	viol. Blüten gelben Hülsen	weissen Blüten grünen Hülsen	weissen Blüten gelben Hülsen	
3374—20	9	—	—	2	11
3375—20	30	1	1	10	42
3376—20	8	—	—	1	9
3377—20	16	—	—	6	22
3379—20	27	—	—	10	37
3380—20	16	1	1	7	25
3381—20	11	—	—	6	17
3382—20	53	—	—	25	78
3383—20	11	—	—	5	16
3384—20	11	—	—	1	12
3385—20	6	—	—	2	8
3386—20	16	—	1	1	18
3387—20	12	—	1	7	20
Summe	226	2	4	83	315

In F_2 zeigte aber die Kreuzung B ganz andere Verhältnisse als Kreuzung A , wie aus Tabelle 2 hervorgeht.

Kreuzung C . $460-18 \times 306-18$.

Eine zu B reziproke Kreuzung, wo also die Mutterpflanze (= Vaterpflanze in Kreuzung B) violette Blüten und grüne Hülsen, die Vaterpflanze (= Mutterpflanze in Kreuzung B) weisse Blüten und gelbe Hülsen hatte.

TABELLE 3. F_2 von Kreuzung C .

Parz. Nr.	Anzahl Pflanzen mit				Summe Pflanzen
	viol. Blüten grünen Hülsen	viol. Blüten gelben Hülsen	weissen Blüten grünen Hülsen	weissen Blüten gelben Hülsen	
4157—20	15	—	2	6	23
4158—20	15	—	—	5	20
4159—20	25	—	1	4	30
4160—20	10	—	—	5	15
4161—20	4	—	—	2	6
4162—20	15	—	—	3	18
4163—20	7	—	—	2	9
4164—20	8	—	—	5	13
4165—20	1	—	—	—	1
4166—20	13	3	—	4	20
4167—20	9	—	1	2	12
4168—20	9	—	—	3	12
4169—20	10	—	—	3	13
4170—20	22	—	—	7	29
4171—20	15	—	—	5	20
4172—20	3	—	—	—	3
4173—20	5	—	—	3	8
4174—20	10	—	—	10	20
4175—20	5	—	—	1	6
Summe	201	3	4	70	278

F_1 (1967—19) mit 19 Pflanzen, die, wie in den vorigen Kreuzungen, violette Blüten und grüne Hülsen hatten.

Die Spaltung in F_2 geht aus Tabelle 3 hervor.

Im Gegensatz zur Kreuzung A , wo zweifellos eine regelrechte Spaltung $9:3:3:1$ vorliegt, zeigen die in F_2 von den Kreuzungen B und C erhaltenen Zahlen *eine relativ hohe Koppelung* zwischen den Faktoren, welche violette Blüten und grüne Hülsen bedingen. In dieser Koppelung muss n in dem Gametenverhältnisse $n:1:1:n$ wenigstens

40 sein. Vielleicht ist $n = 63$, was für die Kreuzung *B* mit der gegebenen Individuenanzahl einer Spaltung

$$233,8 \pm 7,76 \text{ (D/m} - 1) : 2,5 \pm 1,56 \text{ (D/m} - 0,3) : 2,5 \pm 1,56 \text{ (D/m} \\ + 1) : 76,3 \pm 7,64 \text{ (D/m} + 0,9)$$

und für Kreuzung *C* einer Spaltung

$$206,3 \pm 7,29 \text{ (D/m} - 0,7) : 2,2 \pm 1,47 \text{ (D/m} + 0,5) : 2,2 \pm 1,47 \text{ (D/m} \\ + 1,2) : 67,33 \pm 7,14 \text{ (D/m} + 0,4)$$

entspricht, und zeigt dies ja eine gute Übereinstimmung.

Da aber der Koppelungsgrad nicht aus den erhaltenen Spaltungszahlen mit Sicherheit zu bestimmen ist, machte ich im Sommer 1921 in einem spaltenden Bestande Rückkreuzungen, indem weisse Blüten—gelbe Hülsen mit violetten Blüten—grüne Hülsen polliniert wurden. Die ganze Arbeit, mehr als 600 Rückkreuzungen, wurde aber von einem Hagelsturm zerstört. Kaum besser ging es im vergangenen Sommer, wo von mehr als 1500 ausgeführten Rückkreuzungen nur ungefähr 400 Hülsen reife Samen lieferten, von denen die meisten sehr schlecht entwickelt waren und die wahrscheinlich nur niedrige Keimfähigkeit besitzen. Vielleicht muss ich noch einmal Rückkreuzungen machen, ehe ich genügend grosse Zahlen bekomme. Auch in welcher Weise die beiden Pflanzen mit violetten Blüten—grünen Hülsen, von denen die eine in Kreuzung *A*, die andere in den Kreuzungen *B* und *C* angewandt wurden, sich verschieden verhalten, beabsichtige ich durch Kreuzungsversuche zu lösen. Hierüber hoffe ich später ausführlicher berichten zu können.

GERANIUM BOHEMICUM L. \times G. BOHEMICUM *DEPREHENSUM ERIK ALMQ., EIN GRÜN- WEISS-MARMORIERTER BASTARD

VON K. V. OSSIAN DAHLGREN

UPPSALA

(With a summary in English)

IN Svensk Botanisk Tidskrift 1916 beschreibt ERIK ALMQUIST eine interessante Subspezies von *Geranium boheemicum* unter dem Namen **deprehensum*. Die Pflanze wurde zum ersten Mal im Jahre 1910 bei Ekvik, etwa 10 Km. unweit der Stadt Vestervik an der Ostküste Schwedens, gefunden. Der Standort war eine Brandstätte in einem Eichenhain, und die Pflanze erschien als einziges Exemplar zusammen mit der Hauptart. Es hat sich herausgestellt, dass die neue Subspezies bei Samenvermehrung völlig konstant ist. Sie unterscheidet sich von der Hauptform durch kleinere Samen (Fig. 1 b); diese habe ich ausserdem immer deutlich schokoladenbraun gefunden im Gegensatz zu denjenigen der Hauptart, wo sie im trockenen Zustand mehr gelbbraun, beinahe lehmfarbig und meistens auch mit grösseren oder kleineren dunkelbraunen Flecken versehen sind. Bei den Keimblättern (Fig. 3) fehlt an den Seiten der tiefe Einschnitt der für die Hauptart bezeichnend ist (Fig. 2); die Zipfelchen der Laubblätter sind in der Regel nicht so zahlreich wie beim Normaltypus und sie sind ausserdem stumpfer; die Blüten sind etwas kleiner als bei der Hauptart und haben rote Narben (beim gewöhnlichen *Geranium boheemicum* sind sie gelblich-grün).

Durch Mag. phil. ERIK ALMQUIST und Prof. Dr. med. ERNST ALMQUIST, den Entdecker der Pflanze, erhielt ich Samen der neuen Unterart und wie die genannten Forscher habe auch ich festgestellt, dass sie sich unter mehreren Generationen in jeder Beziehung konstant erhält. Auch habe ich die Hauptart mit **deprehensum* polliniert sowie umgekehrt und in beiden Fällen ohne Schwierigkeit Samen bekommen. Bisher keimten aber leider nur die der ersten Kombination.

Es kann manchmal eine recht schwierige Sache sein, eine Keimung bei *Geranium boheemicum* zustande zu bringen. Allgemein bekannt ist ja sein zufälliges und eigenartiges Auftreten in der Natur. Nach einem

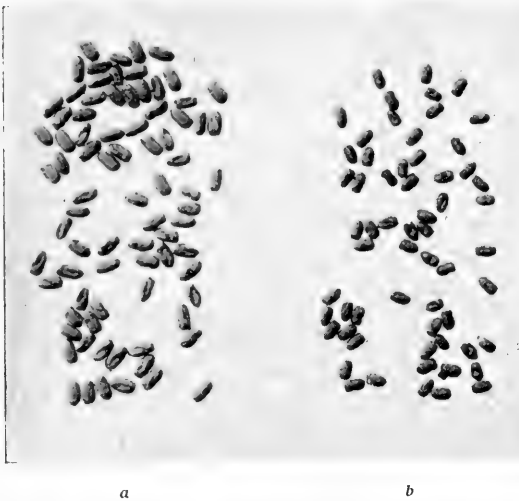


Fig. 1 a und b. — a Samen von *Geranium bohemicum*; b von *Geranium bohemicum* *deprehensum.

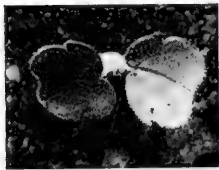


Fig. 2. Keimling von *Geranium bohemicum*.



Fig. 3. Keimlinge von *Geranium bohemicum* *deprehensum.

Waldbrand oder Reisigfeuer wächst die Pflanze manchmal an Orten auf, wo sie sonst nie gefunden worden ist. So hat, nur um ein einziges Beispiel zu nennen, ERNST ALMQUIST (1899, S. 83) einmal beobachtet, wie die ganze Oberfläche eines neugero deten Ackers, der im Frühjahr abgebrannt war, mit Keimlingen bedeckt war. Die Samen können allem Anschein nach sehr lange in der Erde liegen ohne ihre Keimfähigkeit zu ver-

lieren, wahrscheinlich während eines ganzen Jahrhunderts oder noch länger, um dann später durch die Hitze eines Feuers zu neuem Leben erweckt zu werden. Auf eine andere Weise wird man das Auftreten der Pflanze nach Feuer schwerlich erklären können. Die schweren Samen haben nämlich keine besonderen Verbreitungsmittel und gelangen beim Ausschleudern höchstens ein paar Meter von der Mutterpflanze¹.

BRIQUET (1914, S. 118) hat auch gezeigt, dass die Samen sehr lange ihre Keimfähigkeit behalten. Samen, welche vor dem Einordnen ins Herbar (Genf) mit Sublimat behandelt und dann 34 und 36 Jahre lang dort aufbewahrt worden waren, keimten trotzdem ohne Schwierigkeit. Selbst habe ich ähnliche Erfahrungen gemacht. Samen, welche 1876 (von F. AHLBERG in Ålbo, Kirchspiel Åland unweit Uppsala) und 1862 (von N. G. MOE bei

¹ Eigentümlicherweise schreibt LUNDSTRÖM (1892, S. 202) dass es ihm trotz langem Beobachten niemals gelungen ist das Ausschleudern der Samen zu

Kristiania) eingesammelt und in den Sammlungen des hiesigen Institutes in Präparatröhren aufbewahrt waren, haben in diesem Jahr nach dreistündigem Liegen im Wasser von 55° C. sowohl auf Fließpapier als in Gartenerde gut gekeimt. Als Minimummass der Keimfähigkeit sind also wenigstens 60 (!) Jahre anzunehmen.

Durch direkte Versuche haben auch ERNST ALMQUIST (1899, S. 84) und HEDLUND (1902, S. 37) gezeigt, dass Hitze die Keimung fördert. Jener hat Samen während einiger Stunden in Wasser von 45°—60° C. liegen lassen, worauf sie leicht zur Keimung gelangten. Auch durch Erhitzung auf 100° C. während einer Minute schwellen die Samen beträchtlich und keimen nachher. Im Jahre 1901 hat HEDLUND eine Portion Samen im hiesigen botanischen Garten ausgesät. Über einen Teil des besäten Gebiets hat man am 28. Mai trockenes Reisig zweimal nacheinander — in einer Mächtigkeit von zusammen mehr als 60 cm. — ausgebreitet und abgebrannt. Innerhalb des abgebrannten Gebietes der Parzelle, aber auch *nur* hier, haben sich Pflanzen entwickelt, und zwar 31 Stück. Die eine Hälfte des ungebrannten Teils der Erde hat man Anfang Juli reichlich mit kochend heissem Wasser begossen. Die Folge davon war, dass sich auch hier während eines Monats Keimlinge zeigten. Auf dem übrigen Stück Erde, welches also keiner Wärmebehandlung ausgesetzt worden war, war kein einziger Keimling zu sehen, obwohl die Temperatur im Sommer mehrere Tage hintereinander 32°—35° C. erreicht hatte.

Vereinzelte Samen können ohne besondere Wärmebehandlung keimen, aber die meisten bleiben gewöhnlich ohne jegliches Lebenszeich-

sehen zu bekommen. Nach ihm lösen sich die Fruchtblätter von einander los ohne die Samen auszuschleudern und ohne anfangs abzufallen. Der Same kann dann, meint er, epizoidisch verbreitet werden dank der langen gebogenen Granne der Teilfrüchte. Das Auftreten der Pflanze auf einer Brandstätte würde demnach immer auf einer recenten Verbreitung beruhen, denn LUNDSTRÖM hält es nicht für wahrscheinlich, dass die Samen während langer Zeit in der Erde liegen können und nach dem Abbrennen zur Keimung gelangen. — Ich habe jedoch selbst oft das Ausschleudern der Samen bei der betreffenden Pflanze beobachtet. LUNDSTRÖM hat wahrscheinlich nicht ganz reife Früchte studiert (auf Herbarmaterial lösen sich die Grannen oft von der Mittelsäule los) oder er hat vielleicht seine Beobachtungen bei feuchter Witterung gemacht. Bei *Geranium robertianum* wenigstens sieht man manchmal an nassen Spätherbsttagen, dass der Ballistapparat sich löst ohne zu funktionieren.

Bei *Geranium* sind bekanntlich zwei Samenanlagen vorhanden, von denen sich aber nur die eine entwickelt. Bei *Geranium boheemicum* und *Geranium robertianum* habe ich doch, bei jeder Art je einmal, in einer und derselben Karpelle beide Samenanlagen entwickelt vorgefunden.

en liegen. »In Feuchtigkeit und Wasser«, schreibt ERNST ALMQUIST (l. c. S. 84) »können sie monatelang liegen ohne sich zu verändern. Vor der Keimung schwillt der Same höchst beträchtlich. HEDLUND



Fig. 4 *a* und *b*. — Keimlinge des Bastardes *Geranium bohemicum* \times *G. bohemicum* 'deprehensum'. Die Pflanze *a* bildete in der Fortsetzung nur chlorophyllfreie Blätter (vgl. Fig. 5); die andere, *b*, entwickelte sich zu einem blühenden Individuum, welches rein grüne, ganz chlorophyllmangelnde und panachierte Blätter trug (vgl. Fig. 8).



Fig. 5. Dieselbe Bastardpflanze wie in Fig. 4 *a*. Aus dem Sprossscheitel haben sich in der Fortsetzung nur chlorophyllmangelnde Blätter entwickelt, weshalb das Exemplar bald verhungerte.

hat gezeigt, dass grosse und saftige Samen aus eben schwarz gewordenen Früchten herausgenommen, leicht keimen, wenn sie unmittelbar ausgesät werden. Diejenigen Samen, welche ich gesät, habe ich ge-

wöhnlich drei (aber auch bis achtzehn) Stunden mit Wasser von 60° C. (in einem Thermostat) behandelt; oder ich habe sie in ein Reagenzrohr mit kochend heissem Wasser getan und dann kalt werden lassen. Trotz der Wärmebehandlung hält sich doch das Keimungsprozent manchmal recht niedrig, auch wenn die Samentöpfe in Mistbeete ausgesetzt werden. Die Keimung kann auch recht unregelmässig sein. Von einer Saat am 23. April 1918 erhielt ich schon am 2. Mai aber auch noch am 3. August Keimlinge. Dies alles erschwert natürlich genetische Untersuchungen dieser Pflanze. Wie gesagt ist es mir leider noch nicht gelungen, meine zwar wenigen Samen nach der Verbindung *Geranium *deprehensum* \times *boheemicum* zur Keimung zu bringen.



Fig. 6. Zwei Bastardkeimlinge mit sehr wenig Chlorophyll, welche bald zu Grunde gegangen sind.

Im Jahre 1917 habe ich eine ziemlich grosse Anzahl Pflanzen sowohl der Hauptform als auch der Unterart aufgezogen. Sie waren alle vollständig typisch. Als ich folgendes Jahr fünf Bastardkeimlinge der



Fig. 7. Bastardkeimlinge mit sehr wechselndem Marmorierungsmuster. Man bemerke zwei beinahe ohne Chlorophyll. .

Kombination *Geranium bohemicum* \times **deprehensum* erhielt, fand ich zu meinem grossen Erstaunen, dass sie alle stark weiss-grün-panachiert waren (Fig. 4). Ich habe die Kreuzung noch einmal wiederholt und dasselbe Resultat erhalten. Die neue F_1 -Generation (1919), aus 15 Individuen bestehend, war ebenfalls stark panachiert (Fig. 6 u. 7). (Ein kurzes Vortragsreferat meiner Befunde ist schon früher veröffentlicht worden). — Wie im vorigen Jahr zeigten alle den für die Mutterpflanze charakteristischen tiefen Einschnitt in den Keimblättern. Die



Fig. 8. Bastardpflanze in Rosettenstadium, die sich aus dem Keimling in Fig. 4 b. entwickelte. Ausser den panachierte Blättern sind auch rein grüne und weisse entstanden. (Etwa um die Hälfte verkleinert.)

Panachierung wechselt beträchtlich an Musterung. Grüne Teile können von weissen überlagert sein und umgekehrt, und dadurch scheint die Farbe der grünen Teile nicht überall gleich. Das chlorophyllfreie Gewebe sieht beinahe ganz weiss aus. Wie aus Fig. 7 hervorgeht können die Cotyledonen bisweilen so gut wie chlorophyllfrei sein.

Die weitere Entwicklung der Keimlinge ist höchst interessant. Die meisten werden recht bald aus Kohlenhydrathunger sterben, weil der Sprossscheitel und folglich auch die sich entwickelnden Laubblätter entweder zu wenige oder gar keine Chloroplasten besitzen. Die beiden Keimlinge an Figur 6 sind also bald verloren. Fig. 4 a zeigt eine

junge Pflanze mit ihren bunten Cotyledonen. Von den beiden ersten Laubblättern ist das eine rein grün (mit Ausnahme eines ganz unbedeutenden Fleckes auf dem einen Basalzipfel), das andere dagegen in grünen und weissen Sektoren eingeteilt. Den folgenden Blättern fehlte es dagegen an Chlorophyll, was aus Fig. 5 hervorgeht. Diese Pflanze, die am 4. Mai heraufkam, lebte doch bis zum 16. Juni, dank der assimilatorischen Arbeit der ersten Blätter. Im allgemeinen gingen die Pflanzen binnen noch kürzerer Zeit zu Grunde.

Sowohl 1918 wie 1919 gelang es mir eine F_1 -Pflanze zu erhalten, die sich zu einem reichblühenden Individuum entwickelte. Fig. 8



Fig. 9. Links Blüten und Frucht von *Geranium bohemicum*; rechts die nur weiblichen Blüten der sterilen Bastard-Pflanze, welche keine Früchte gebildet haben.

zeigt eine von diesen Pflanzen im Rosettenstadium. Den zugehörigen Keimling stellt Fig. 4 b vor. Neben den bunten Cotyledonen sieht man ein ganzgrünes und ein sektorial panachiertes Laubblatt. Während der weiteren Entwicklung bekamen einige Teile der Pflanze eine durch und durch grüne Farbe, einige waren völlig chlorophyllfrei, andere sektorialpanachiert, während andere wiederum mehr oder weniger scheckig wurden. Die Blüten waren etwas kleiner als bei der Mutterart, etwa von derselben Grösse wie bei **deprehensum* (Fig. 9). Die Petalen der chlorophylllosen Sprössen waren manchmal bedeutend kleiner als diejenigen der grünen Teile, und gleich wie die Narben hatten sie oft einen etwas helleren Farbenton als die anderen Blüten. Die Blumenblätter fielen meistens schon in völlig turgescen-tem Zustand ab. Die Narben hatten nicht die gelbgrüne Farbe der

Mutterpflanze sondern waren rötlich-lila gefärbt. Merkwürdigerweise hatten meine beiden F_1 -Pflanzen verkümmerte, untaugliche Staubgefässe. Dieser Umstand erinnert an *Geranium silvaticum*, bei dem die sog. *parviflora*-Form bekanntlich nur weibliche Blüten trägt (Fig. 10 c). [Bei *Geranium silvaticum*, das ja in der Regel zwittrig (Fig. 10 a) ist, gibt es auch rein männliche Exemplare (Fig. 10 b).] Bei *Geranium bohemicum* und seiner Unterart ist Selbstbefruchtung die Regel, und das Blühen dauert nur einen einzigen Tag. Die Petalen der Bastarde dagegen können sich 2—3 Tage frisch erhalten, was wahrscheinlich auf der ausgebliebenen Pollination beruht.

Da es natürlich unmöglich war eine F_2 -Generation zu erhalten, habe ich statt dessen meine Bastardpflanzen mit den beiden Elterntypen zurückgekreuzt, aber trotz der grossen Anzahl pollinierter Blü-

ten leider ohne Resultat. (Bei *Geranium silvaticum* ist die weibliche Form vollständig fertil). Eine mikroskopische Untersuchung von Mikrotomschnitten hat doch dargelegt, dass sich zuweilen Embryonen entwickelt hatten. Wes-



Fig. 10 a, b und c *Geranium silvaticum*. Blüten einer Zwitter- (a), einer männlichen, (b) und einer weiblichen (c) Pflanze.

halb ich trotzdem keinen einzigen Samen erhielt, ist mir unerklärlich. Wie bekannt hat RENNER (1914) gezeigt, dass bei *Oenothera* bei gewissen Kombinationen die Embryonen früh absterben.

Obwohl ich nur F_1 -Pflanzen erhalten habe, bieten diese doch ein grosses Interesse. Es ist ja in höchstem Grade bemerkenswert, dass eine Kreuzung zwischen zwei rein grünen Individuen eine grün-weiss marmorierte Nachkommenschaft ergab. Diese Eigentümlichkeit lässt sich nicht näher analysieren, da die Bastardpflanzen wie gesagt steril waren. Aber immerhin kann man ja theoretisieren.

Eine naheliegende »Erklärung« wäre vielleicht die Annahme zweier Faktoren, welche jeder für sich keine Scheckigkeit hervorbringen, aber durch Kreuzung zusammengeführt doch diesen Effekt haben.

Diese Theorie scheint mir doch recht unglaublich. Der *deprehensum*-Typus ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine zufällig aus der Hauptform entstandene Mutation und diesem Falle ist ja die eben erwähnte Annahme verschiedener Faktoren bei den zwei Typen, welche zusammen die Buntblättrigkeit verursachen, ziemlich schwer zu verstehen. Die vegetative Aufspaltung in rein weissen und grünen Sprossen spricht doch eher dafür, dass die Panachierung mehr von den Chromatophoren selbst als vom Kern abhängig sind (vgl. aber unten!).

Man denkt unbedingt an BAURS *Pelargonium*-Experiment, wenn man das Verhalten der Keimlinge bei *Geranium* studiert. BAUR (1909) zeigte wie bekannt, dass Bastardierung zwischen weissen oder weissrandigen (*albomarginaten*) Sprossen einerseits und reingrünen anderseits bei *Pelargonium zonale* in grün-weiss marmorierten F_1 -Keimlingen resultiert. (Die erhaltenen rein grünen und rein weissen Exemplare dürften nur als extreme Fälle der Verteilung und Ausbildung der beiden Anteile anzusehen sein. Bei genauer Untersuchung mit einer starken Lupe fand er nämlich oft kleine grüne bzw. weisse Zellenkomplexe). »Diese Pflänzchen«, schreibt er (S. 340), »sind quasi mosaikartig zusammengesetzt aus grossen und kleinen rein grünen und rein weissen Gewebekomplexen, die sich zwar sehr scharf gegeneinander abgrenzen, auch im mikroskopischen Bilde, aber dabei sehr kompliziert ineinander greifen, sich schichtenweise überlagern usw.« Das weitere Verhalten dieser gescheckten Keimlinge zeigt ebenfalls grosse Übereinstimmung mit unseren *Geranium*-Pflanzen. Entsteht der Vegetationskegel in einem grünen Zellenkomplexe, dann bildet die Pflanze in ihrer weiteren Entwicklung nur grüne Teile, entsteht er in einem weissen Komplexe, bildet sie nur weisse Teile (vgl. BAURS Fig. 10 mit meiner Fig. 5!), entsteht er schliesslich gerade auf der Grenze zwischen einem grünen und einem weissen Teil, dann bildet sich eine Chimäre. BAUR sucht die vegetative Spaltung folgendermassen zu erklären: die Eizelle würde nach der Befruchtung sowohl ergrünungsfähige als auch nicht ergrünungsfähige Plastiden enthalten; während der folgenden Teilungen verteilen sich diese auf die verschiedenen Zellen nach den Zufallsgesetzen, d. h. zum Schluss werden einige Zellen lauter grüne andere wiederum nur weisse Chromatophoren enthalten; jene bilden in der Fortsetzung ein grünes, diese ein chlorophyllfreies Gewebe. — Diese Theorie scheint ja recht wahrscheinlich und später hat WINGE (1919) hervorgehoben, dass sie auch für die bei verschiedenen Pflanzen auftretenden s. g. *albomaculata*-Formen gültig sein kann (»Vererbung nur durch die Mutter«). STOMPS (1920)

will auch die *albomarginata* mit den *albomaculata*-Pflanzen zusammenstellen, hält aber für wahrscheinlich, dass die Verhältnisse vom Zellkern abhängig sind. Selbst hat er (1917) bei *Oenothera biennis* eine weissrandige Pflanze angetroffen, die sich ähnlich verhielt wie BAURS *Pelargonium zonale albomarginatum*.

In unsrem *Geranium*-Versuch sind beide Elternpflanzen rein grün. (In diesem Jahr beobachtete ich allerdings in einem Topf mit *deprehensum*-Keimlingen, dass einige Cotyledonen kleine Partien besaßen, die eine etwas hellere grüne Farbe hatten wie das übrige Blatt. Diese nahmen doch bald den normalen Farbenton an). Ich bin geneigt eine ähnliche Erklärung wie die oben referierte anzunehmen. Die ganze Entwicklung der Keimlinge und die weitere vegetative Spaltung der Pflanzen in rein weissen und rein grünen Sprössen, scheinen mir sehr dafür zu sprechen. Wie ist dann die erste Entstehung der Marmorierung zu verstehen? Beide Eltern haben ja normale Chromatophoren. Als eine Arbeitshypothese nahm ich an, dass die *deprehensum*-Plastiden sich nicht normal entwickeln, d. h. grün werden könnten, im Plasma der gewöhnlichen *bohemicum*-Art. Mit dieser Annahme wurde ja das überraschende Benehmen der Bastard-Pflanzen verständlich. Allerdings muss man dabei voraussetzen dass eine beträchtliche Plasmamenge ins Ei durch den Pollenschlauch hineingeführt wird.

Inzwischen ist mir später ein Referat in Händen gekommen von dem so bedeutungsvollen und in diesem Zusammenhang besonders interessanten Vortrag, den RENNER im August 1921 an der ersten Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft gehalten hat. Dabei teilte er mit, dass bei gewissen Kreuzungen zwischen *reingrünen* *Oenotherensippen* regelmässig *gescheckte* Individuen entstehen. Insbesondere hielt er sich bei den beiden reziproken Kreuzungen zwischen *Oenothera Hookeri* und *Oe. Lamarckiana*, deren Zurrückkreuzungen und F_2 -Nachkommen auf. Als Hauptresultat kann ich folgendes anführen: »Mit den Kernkombinationen *velans* . h *Hookeri* und h *Hookeri* . h *Hookeri* vermögen die Chromatophoren des *Hookeri*-Plasma, aber nicht die des *Lamarckiana*-Plasma zu ergrünen»; und weiter: »die Scheckung beruht auf der Entmischung der beiden Sorten von Chromatophoren.« RENNERS schöne Untersuchungen sind geeignet die Verhältnisse bei unsrer *Geranium*-Kreuzung näher zu beleuchten. Ex analogia kann man wohl bis auf weiteres annehmen, dass die Plastiden, die von der einen Eltern-Pflanze herrühren, durch die Bastardkerne in der Weise modifiziert werden, dass sie die Ergrünungsfähigkeit einbüßen. Welche Plastiden sind es dann, die der

Hauptart oder die vom *deprehensum*-Typus, die sich in der Bastarde nicht normal entwickeln können? Ich bin geneigt die der Hauptform anzunehmen. Bei den hybriden Keimlingen überwiegen nämlich die weissen Partien in der Regel höchst beträchtlich (siehe z. B. Fig. 7!); die grünen fasse ich auf als von *deprehensum*-Chromatophoren verursacht, welche durch den Pollenschlauch wohl verhältnismässig sparsam eingeführt sind. Wie gesagt habe ich leider noch keine Pflanzen der Verbindung *Geranium bohemicum* **deprehensum* \times *bohemicum* erhalten. Wenn meine Annahme zutreffend ist, müssen diese natürlich schwächer panachiert als die bisher erhaltenen Pflanzen sein. Ich hoffe meine Untersuchungen später vollführen zu können.

Uppsala, Botanisches Institut d. Universität, November 1922.

SUMMARY.

1. *Geranium bohemicum* L. **deprehensum* ERIK ALMQ., found in southern Sweden, differs from the main species by constant characteristics regarding the colour and the size of the seeds (fig. 1), the shape of the cotyledons (cp. figs. 2 and 3) and the leaves, the size of the petals and the colour of the stigma.
2. *Geranium bohemicum* is known to appear suddenly after burns or in places where debris has been set on fire. Generally the seeds do not germinate without heat. They keep their power of germination very long, at least for a period of 60 years. Upon dispersal the seeds probably rest in the ground until a new fire stimulates to germination.
3. The cross *G. bohemicum* \times **deprehensum*, which has been made two times, resulted in *green-white* marbled seedlings (figs. 4—7) in spite of the fact that the parents are pure green. Most of the seedlings are starved to death because of lack of chlorophyll. The position of the plumule within a white or green tissue section determines the further development of the seedlings. Two flowering F_1 -individuals have been obtained (fig. 8). They showed vegetative «segregation» of their shoots in pure green, pure white, sectionally coloured or spotted. The flowers resemble those of the *deprehensum* type (fig. 9) but have rudimentary stamens (cp. the female flowers in *G. silvaticum*, fig. 10 c). Seeds do not develop upon back crossing with the parent type although sometimes young embryos are found in the embryo sacs.
4. The similarity between these *Geranium* crosses and BAUR's well known experiments with *Pelargonium zonale albomarginatum* is

evidently striking, although in the former case both parents are pure green. It is suggested that the characteristics of the F_1 -plants may depend on the impossibility of the *deprehensum*-plastids to become green in the plasm of the main species. This explanation presupposes the assumption of a considerable transport of plasm with the pollen tubes into the egg cells

In view of the preliminary communication by RENNER on *Oenothera*-crosses it appears, however, most likely that the plastids of the one type cannot become green in cells supplied with bastard-nuclei. This is probably true of the plastids of the main species. The comparatively small green areas in the F_1 -plants probably arise by means of the limited transport of *deprehensum*-plastids into the eggs. This hypothesis may be tested by the study of the reciprocal cross, the progeny of which should be less spotted. Unfortunately, seeds from this combination have not yet germinated.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ALMQUIST, ERIK. 1916. *Geranium bohemicum* L. **deprehensum* n. subsp. — Svensk Bot. Tidskrift, 10.
2. ALMQUIST, ERNST. 1899. Biol. studier öfver *Geranium bohemicum* L. Bot. Not.
3. BAUR, E. 1909. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der »Varietates albomarginatae Hort.» von *Pelargonium zonale*. — Zeitschrift f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, 1.
4. BRIQUET, J. 1914. Le *Geranium bohemicum* L. dans les alpes maritimes. — Arch. d. sciences phys. et nat. Quatrième période, 38. Genève.
5. DAHLGREN, K. V. O. 1921. Ett korsningsförsök med *Geranium bohemicum*. Vortag hållet bei Sitzung in »Botaniska sektionen av Naturv. Studentsällskapet i Uppsala» am 13. Mai 1919. Svensk Bot. Tidskrift, 15.
6. HEDLUND, T. 1902. Om frukten hos *Geranium bohemicum*. — Bot. Notiser.
7. LUNDSTRÖM, A. N. 1892. Die Verbreitung der Samen bei *Geranium bohemicum* L. — Vortag hållet bei Sitzung in »Botaniska sektionen af Naturv. Studentsällskapet i Uppsala» am 28. Februar 1890. Bot. Centralbl. 49.
8. RENNER, O. 1914. Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. — Flora, 107.
9. — 1921. Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den *Oenotheren*. — Bericht über die Gründung und die erste Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. — Zeitschrift f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, 27.
10. STOMPS, T. J. 1917. Über die verschiedenen Zustände der Pangene. Biol. Cbl. 37.
11. — 1920. Über zwei Typen von Weissrandbunt bei *Oenothera biennis* L. — Zeitschrift f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, 22.
12. WINGE, Ö. 1919. Om den ikke mendelende Arvelighed hos brogetbladede Planter. — Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, 14: 3.

CROSSINGS IN MELANIUM-VIOLETS

BY KARL B. KRISTOFFERSON

LUND

ALREADY many years ago I became interested in the great variation of our wild *Melanium violets*, viz. *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. In 1912 I begun my genetical investigations in these species and collected a number of different types, partly inland-forms from the neighbourhood of Lund and partly coast-forms from the shores of the Sound and the Baltic. The plants were planted in flower-pots. Selfed seeds were taken from each plant and several crosses were also made. Next year the seeds germinated very well, and I obtained about 50 pure lines and the F_1 -generation of the crossings. This year the F_2 -generation of one cross was also obtained; in some years it is possible to grow 2 generations. In 1914 the seed also germinated very well, and a large number of isolations and several new crosses were made. Unfortunately I got ill in the autumn and therefore only a part of the seeds could be harvested. From 1915 the troubles begun; only a few of the lines germinated this year and therefore my cultures become very small; I made a number of new crosses, however. The same happened the following year. In 1917 I obtained some F_1 - and F_2 -generations and also some pure lines. On travels the greater part of that summer I could not make any isolations. As most of the plants wintered in good condition they were made in the following summer, and a large number of seeds of the F_1 -plants and of the pure lines was harvested. In 1919 not a single seed germinated though some thousands were sowed. Next year some selfings and crossings with uncontrolled plants from my experimental field were made, but the seed would not germinate. The experiments were then discontinued.

The probable cause of the poor germination in the last years is not easily found. Possibly it depends on too warm storing during winter. I made some germination-experiments with seeds from *V. arvensis* last summer. As far as could be judged from these preliminary trials the seed germinated best when sowed immediately upon their harvesting. In 1913 and 1914, however, the seeds ger-

minated about 90—100 %, although they were stored during winter.

The results obtained are merely preliminary. However, the experiments deal with species hybrids and some characters hitherto unknown from a genetical point of view, and I believe this to be sufficient reason for publishing the results. Furthermore, the pure lines obtained are now lost, and the taking up of the experiments would therefore require quite new material. Besides, I do not see any chance to start the experiments again for the fourth time in the immediate future.

MATERIAL AND METHODS.

The following forms have been used in these investigations:

- 1) *V. tricolor* L. subsp. *genuina* WITTR. f. *versicolor* WITTR. Line 10.
- 2) *V. tricolor* L. subsp. *coniophila* WITTR. Line 41.
- 3) *V. tricolor* L. subsp. *ammotropha* WITTR. Line 40.
- 4) *V. arvensis* MURR. subsp. *patens* WITTR. f. *scanica* WITTR. Lines 3, 4 and 5.
- 5) *V. arvensis* MURR. subsp. *communis* WITTR. Line 2, 13, 26 and 27.
- 6) *V. arvensis* MURR. subsp. *curtisepala* WITTR. Line 25.

Of these forms n:o 1—4 were quite identical with WITTROCK'S (1897) forms. N:o 6 differed somewhat from WITTROCK'S subsp. *curtisepala*; the end-lobe of the stipulae was a little shorter and the pollen-magazine more closed than in WITTROCK'S forms. N:o 5 was an intermediate form between *V. arvensis communis* and *V. arvensis patens scanica*. It was most like the former subsp. in the vegetative parts but the pollen-magazine was of the same appearance as the latter one's.

All these forms were collected in Skåne. N:o 2, 3 and 6 along the coast; the other in the inland.

The methods afford nothing remarkable. The castration is easily made. In *V. arvensis* it is necessary to castrate in an early stage as the anthers burst already in the bud. In *V. tricolor* one may wait till the day before the opening of the flower. The most handy method of pollination is to loosen the spur-petal of the male parent care being taken not to spill the pollen; it is then brought in contact with the stigma of the plant to be crossed. The labellum of the stigma collects the pollen, which then falls into the hollow part of the stigma. Of course, every possible precaution was taken; pollen was taken only from isolated flowers, and scissors and pincers were carefully steri-

lized. The seed of each F_1 -plant was sowed separately, of course. If a cross was made with an individual of a pure line, already multiplied, selfed seeds were always taken from the mother plant.

In the first years the seeds were sown in soil collected in places quite free from *Viola*; later only sterilized soil was used. In no case I have found any intermixture or mutation in the pure lines.

As mentioned in the above the germination of the seed was often very poor and the power of germination decreases rapidly when the seeds are stored a few years; already the third year it is only a low percentage. I have the impression that it is necessary to sow the seed immediately upon the harvesting in autumn. The germination in sterilized and unsterilized soil is about the same, and the time of germination is also about the same, or about a fortnight.

THE CONSTRUCTION OF THE FLOWER AND THE POLLINATION.

Although WITTRICK (1897) already has given a detailed description of the construction of the flower in his book I think it suitable to summarize the most important points.

The biologically most important and morphologically the most differentiated of the petals is the spur-petal. At its base, close to the entrance of the spur, there is a yellow spot, the honey-guide; behind it is the pollen-magazine. This is a furrow lined with fine, one-cellulated hairs. In the posterior part it is rather narrow; in the anterior part it widens. In *V. tricolor* (fig. 2 A) it is closed, as a rule; in *V. arvensis* (fig. 2 C, D) it is more or less open. The style (fig. 1) has a peculiar construction. Its lower part is thin and knee-shaped; in the upper part it becomes thick and head like. On its anterior side there is an entrance to the stigmatic chamber. Under this hollow an epidermal outgrowth, the labellum (fig. 1 a—b) of the stigma, is seen. In *V. tricolor* the inlet to the stigmatic chamber is directed down-wards and at the same time somewhat antrorse; in *V. arvensis* it points down-wards and backwards.

The stamens are also of a singular construction. The filaments are small; the anthers, on the contrary, are large and broad and cling



Fig. 1. Stigma of *V. tricolor*. The distance a—b = the width of the labellum. c is the inlet to the stigmatic chamber and m the dark spot on the anterior part of the style.

to each other by means of hairs. The stamens standing close to each others round the ovary, form a cupola by the membranous appendages of the anthers, through which the stigma is pushed out. The cupola has an opening between the appendages of stamens. The anthers open on the inside, and therefore the pollen will fall in the cupola; it then passes through the above mentioned opening between the anther-appendages and falls into the pollen-magazine.

With regard to the fertilization it should be held forth that *V. tricolor* gives no seed by isolation by parchment bags. This depends partly on the fact that the pollen remains in the magazine, which is closed in its anterior part; partly on the fact, that the well developed labellum as well as the antrorsely turned inlet to the stigmatic chamber lay obstacles in the way of self-pollination. When

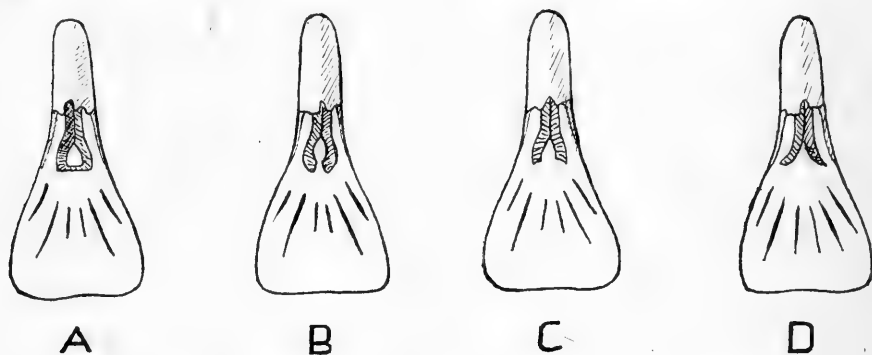


Fig. 2. Different types of pollen-magazine. A: closed, B: almost closed, C: almost open, D: open.

pollinated with its own pollen artificially *V. tricolor* develops seed readily.

In *V. arvensis* the pollen passes the magazine and comes directly to the stigmatic chamber pointing backwards. On account of the feeble development of the labellum self-pollination is attained; further the anthers of most of the *arvensis*-forms open already in the bud. This explains the fact that crossings in this species are rare in nature and that forms of this species generally breed true to type.

However, the case seems to be the same in *V. tricolor* to a certain extent. WITTROCK has found about 20 forms all true-breeding, and I had about 10 *tricolor*-lines in culture and have not been able to detect any segregation in any line. Of course, crosses may occur in this species as well as in others but probably they are rather rare.

CLAUSEN (1921) records such a segregating line. The percentage of spontaneous crossings will be very easy to determine by employing the method used in my experiments with beans (1921).

The cause of the great constancy in *V. tricolor* depends probably on the fact that this species is pollinated by thrips, which live in the flowers, and not by larger insects flying from flower to flower. WITTRICK has found that this species is relatively rare visited by larger insects; on the other hand, thrips are as a rule present in the flower as well as in the stigmatic chamber. Already BENNET has stated the opinion that the pollination in *V. tricolor* is largely performed by thrips.

In order to study the behaviour of crosses between autogamous and herkogamous types of pollination one cross between *V. arvensis* and *V. tricolor* was studied, viz. 2×10 . The former was autogamous and the latter was herkogamous, i. g. self-fertile when pollinated artificially with its own pollen, although unable, for reasons of construction of the flower, to become self-pollinated when isolated with parchment bags.

The reciprocal F_1 -hybrids resembled each other. When isolated they did not give any seeds. Thus herkogamy was shown to be a dominant character. As to the characters of the construction of the flower table 1 summarizes the results.

However, the dominance of herkogamy in F_1 is not a rule without any exception. In one case, viz. the cross between *V. tricolor ammotropha* (line 40), which is herkogamous, and an *arvensis*-form (line 3), which is autogamous, the F_1 -generation becomes autogamous. The pollen-magazine of line 40 (fig. 2B), however, is not quite closed, and this may be the cause of the autogamy in F_1 .

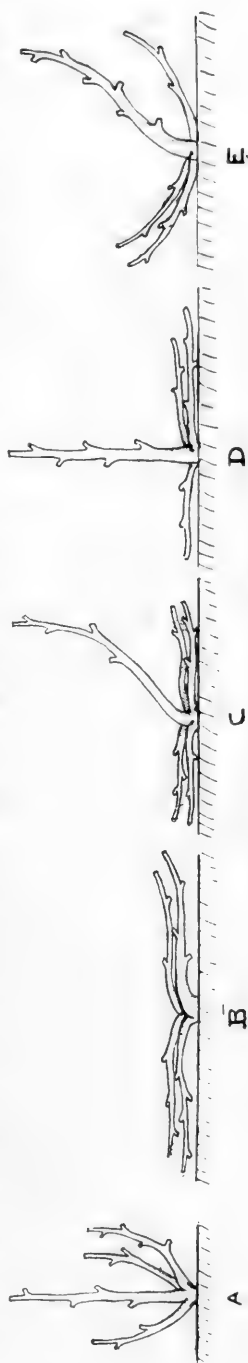


Fig. 3. Growth forms in *V. tricolor*.

TABLE 1. *The characters of flower construction in the parent lines and in the F₁-generation.*

	<i>V. tricolor</i>	<i>F₁</i>	<i>V. arvensis</i>
Pollen-magazine	Closed	Almost closed	Almost open
Direction of the entrance to the stigmatic chamber	Antorse	About intermediate	Backwards
Width of the labellum	8,2	4,5	3,5

The *F₂*-generation of the cross 2×10 showed segregation in herkogamous and autogamous forms. In order to determine the ratios isolations with parchment bags were made; 68 individuals did not develop any seed and 28 were autogamous. The variation seemed to be quite discontinual. All autogamous plants had the capsules well developed with a rather large number of seeds. In the herkogamous plants no sign of development of seed was to be seen.

The ratio between herkogamy and autogamy is rather close to the ratio 3 : 1, viz. 2,804 : 1,196. The theoretical ratio is $3 : 1 \pm 0,1758$; the number of autogamous plants is thus seen to be somewhat high.

The deviation from the 3 : 1 ratio *may* be explained by the disturbing influence of the presence of thrips in the flowers. They have sometimes been observed in the isolated flowers. It is possible that they have entered through small holes in the parchment bags, or there may be eggs on the buds of the flowers. Such isolations have of course been rejected. I have also repeated the isolation if only the first developed flower was found to develop seeds. In such cases the plant was often found to be herkogamous.

Thus, the deviation from the 3 : 1 ratio may easily be explained by assuming a self-pollination by small insects; the monohybrid segregation as such is more difficult to understand when the great variation of the floral parts is remembered. The herkogamy may be due to three characters, viz. the direction of the entrance to the stigmatic chamber, the development of the pollen-magazine and labellum.

These three characters showed a continuous variation in *F₂*. As to the first mentioned it seemed to be a transgressive one. They

varied independently so far as I could see. These facts do not speak in favour of the supposition of a monohybrid segregation.

No classification was made of the direction of the stigmatic chamber and of the pollen-magazine (open or closed). These characters could hardly be measured and an ocular estimation would be too uncertain.

In order to state the variation in size of the labellum its width was measured. The shape of the labellum is shown in fig. 1. The distance $a-b$ was measured. It was necessary to do the measurements with the aid of the microscope. Great difficulties were met with in the efforts made to adjust the labellum in a perfect profile position. There were some additional difficulties to overcome. The stigma was sometimes more or less eaten by insects; further it was often difficult to rid the stigma from adherent pollen. Therefore, I could only determine the means of 66 individuals; 5—15 flowers were measured on each plant.

The means of the breadth of the labellum was 3.5 scale divisions in *V. arvensis*, 8.2 in *V. tricolor* and 4.5 in F_1 . In a previous paper (1916) I have stated the breadth in $\frac{1}{60}$ m. m. This statement is not correct — the labellum is much broader — and depends on an erroneous calculation of the magnification. In this paper the breadth is stated in divisions of an ocular scale and therefore only the relative variation in size is shown. However, only this one is of real interest here.

TABLE 2. *The variation of the breadth of the labellum in F_2 .*

Breadth of labellum	Class limits in scale divisions								Mean
	3	4	5	6	7	8	9		
Number of individuals	1	13	20	16	6	7	2	1	5.2

It is doubtful whether or not the segregation is transgressive. The modification amplitude is ± 1 scale division in the *arvensis*-form and a little higher in the *tricolor*-form. Thus, the variation may very well keep within the limits of the parents. Further, the table shows that most of the F_2 -individuals group themselves around the mean of *V. arvensis*. This may depend on the presence of an inhibiting factor in *V. arvensis*, which I will try to show later. Whether this segregation is monohybrid is not easy to say.

An adequate statement of this seemingly monohybrid segregation of herkogamy and autogamy is not easy to give.

We assume:

A to be the factor for closed pollen-magazine,

B » » » » » antrorse stigmatic chamber,

C » » » » » small labellum (the small labellum was dominating, as shown in tables 1 and 2).

If the assumed factors A and B are called factors for herkogamy and the factor C the factor for autogamy it is not impossible that the autogamy-factor changes the effect of one of the factors for herkogamy, and the plant (formulae AbC or aBC) becomes autogamous. When both these herkogamy-factors and the C -factor are present (ABC) the plant becomes herkogamous. This may be the case in F_1 . If only one of the factors for herkogamy is present and the C -factor is absent (Abc or aBc) the plant would also become herkogamous.

The segregation would be: 27 ABC : 9 ABc : 3 Abc : 3 aBc , all herkogamous and 9 AbC : 9 aBC : 3 abC : 1 abc , all autogamous. Thus, the ratio becomes 42 herkogamous : 22 autogamous. The theoretical numbers in the above mentioned F_2 -generation would be about 64 herkogamous and 33 autogamous plants. The observed numbers were resp. 68 and 29. If the segregation was a monohybrid the theoretical numbers would be 73 : 24.

I do not think that this statement is quite correct; it is presented only to show how this segregation, which beyond doubts is polyhybrid might give impression of a monohybrid. In *Viola* the case may probably be still more complicated. The number of individuals, however, is too small to make possible a complete genetical analysis of this segregation. The measurements in addition are very difficult to make, and so it will become a very tedious work to investigate a larger numbers of individuals in F_2 . It may further be necessary to investigate the F_3 -generation.

An interesting fact was the appearance in F_2 of three plants which — probably on account of the construction of their flowers — were almost excluded from pollination even if insects were allowed to visit the flowers.

Table 3 shows the number of seeds in each capsule of the individuals of the parent lines and of F_1 . The number of seeds is a little greater in the *arvensis*-line (2) than in the *tricolor*-line (10). The variation, on the contrary, was larger in the latter. This depends very likely on the fact that this latter line was herkogamous. The *arvensis*-line (2), being autogamous, secured automatically a rich

pollination. The small number of seeds in F_1 was at least partly due to the weakness of the F_1 -plants at the time they were investigated.

TABLE 3. *The number of seeds in the parent lines and in F_1 .*

Line	Number of seeds in each capsule								Mean
	10	20	30	40	50	60	70		
10	1	3	9	8	12	10	6	2	42,8
F_1	1	7	9	12	3	1	—	—	33,5
2	—	—	—	3	25	18	6	1	50,7

Table 4 shows how small the number of seeds was in each capsule of these »sterile» plants. Some of the capsules had no seeds at all and other only very few. A flower of one plant (N:o 6/5) had by chance become richly pollinated and therefore developed a normal number of seeds, viz. 69. This capsule was not included in the calculation of the mean of this plant.

An investigation of the fertility of these plants by the way of crossing and germination-experiments with the pollen was also made. When crossed the development of the seeds proved to be a normal.

In the germination-experiments with pollen an 1 % agar solution to which 25—30 % glucose had been added was used. In this exceptionally high concentration a time of about 24 hours was required to bring about the complete development of the pollen. The pollen of these plants had a germination-power of about 95 %, and this was also the case in all my pure lines of *V. tricolor* and *V. arvensis* as well as in F_1 and F_2 of crosses between these species.

The eventuality remains, however, that these plants were allogamous. I pollinated several flowers with their own pollen, but was forced to break off the investigation before the capsules were quite developed. In plant N:o 6/5 the ovary had begun to swell indicating fertilization. The fact that it has been possible to fertilize all violets of the section *Melanium* here investigated with their own pollen also argues against the assumption of allogamy. I have cultivated about 60 lines belonging to different species, and each and all of them could be self-fertilized. The same was the case with 15 pansy-plants. (The pansies are, as is well known, descendants of hybrids between *Melanium*-violets).

TABLE 4. *The number of seeds in the partially sterile plants.*

Number of plants	Number of seeds in each capsule										Mean	Number of capsules with 0 seeds	Breadth of labellum
	2	4	6	8	10	12	14	16	18				
$\frac{1}{9}$	3	11	14	2	4	0	2	0	0	1	2,3	9	5,5
$\frac{10}{1}$	27	16	4	3	—	—	—	—	—	—	2,3	14	8,5
$\frac{6}{5}$	49	8	—	—	—	—	—	—	—	—	1,3	39	7,5

The probable cause of this singular sterility may be the direction of the inlet to the stigmatic chamber; it is antrorse and turned upwards instead of downwards, and a little backwards.

The difference in the number of seeds in these »sterile» plants and the normal ones is important; the latter yield more than twenty times as many seeds as the former. The difference as to the power of reproduction may be still greater, however. Capsules with a very small number of seeds did not open at all. They remained, as a rule, unopened on the plant until it withered and the seeds become spoiled. This singular sterility is evidently a selective factor of great importance as these forms probably very soon break down in struggle for life.

THE COLOUR OF THE PETALS.

Three types of flower colour in *V. tricolor* have been in culture. In line 10 — belonging to *V. tricolor genuina versicolor* — the corolla was violet all through when fully developed. The just opened flower had only the two upper petals violet; the three lower were light yellow. The flowers were much less coloured in the middle of the summer than in spring or autumn. Most flowers had at that time about the same colour as the flowers just opening in spring. Sometimes, however, the lower petals get a violet margin.

Line 41 belongs to *V. tricolor coniophila*. Its corolla is of a pure blue colour. Line 40 belongs to *V. tricolor ammotropha* and has the corolla red (red violet) coloured. The modification in these types is about the same as in line 10.

All the lines of *V. arvensis* had the corolla yellow coloured. In spring or autumn it is rather highly coloured; in the height of summer it is light yellow or almost white.

The violet, blue and red colour is due to anthocyan. WITTROCK (1897) holds that this changing of the colour depends on differences in the temperature, and this may be the case. I found by warming up a solution of the violet flower colour that it became pale and almost colourless.

The light yellow colour of *V. arvensis* is due to anthochlor in the cell-sap. When concentrated sulphur acid is added it becomes of a high yellow colour; it is thus shown to be different from the anthochlor of *Antirrhinum* and *Linaria* which becomes brown-coloured.

TABLE 5. *The colour of the parent-lines and F₁.*

Number of the line	Species	Colour of the upper petals	Colour of the three lower petals
10	<i>V. tricolor</i>	Dark violet	Light violet
40	»	Red	Red
41	»	Pure blue	Pure blue
2, 3 and 25	<i>V. arvensis</i>	Light yellow	Light yellow
10 × 40	<i>F₁</i>	Red violet	Violet
10 × 41	»	Blue violet	Blue violet
10 × 25	»	Violet	Light violet
10 × 2	»	Light violet	Light yellow with bluish margin
10 × 3	»	Light violet	Light yellow with bluish margin
40 × 41	»	Blue	Blue
40 × 3	»	Light red	Light yellow
41 × 25	»	Light blue	Light yellow
41 × 3	»	Light blue	Light yellow
40 × 25	»	Light red	Light yellow

A colour-character common to all my lines is the colour of the honey-guide. It was bright yellow and the colour was not modified in so high a degree as the other colours. Its size, however, varied with the season, it was much larger in spring and autumn than in summer. This yellow colour is localized to the chromatophors, which became blue-coloured when sulphuric acid was added. Thus, it was due to carotin.

Table 5 shows the colour of the parent-lines and the hybrids between *V. tricolor* and *V. arvensis*. The colour was determined in the spring. The hybrids between different lines of *V. arvensis* were of the same yellow colour as the parents.

The F_1 -generations of these crossings were uniform and the reciprocal crosses gave the same results. As shown in the table, the heterozygotism of the colour factors in the hybrids between *V. tricolor* and *V. arvensis* appears in the fainter colour of the hybrids; in spring and autumn the lower petals of the flowers were not quite coloured, in the height of summer these petals were of the same yellow colour as in this latter species. For the rest, the seasonal modification was the same as in *V. tricolor*.

Only the F_2 -generation of the crosses 10×2 , 3×10 and 10×25 was obtained. The latter two were very small, however.

The cross 10×2 shows a segregation in violet, blue, red and light yellow types. Types with the whole of the spur-petal dark yellow appeared further. The (probable) heterozygotes were easy to distinguish from the homozygotes on account of their fainter colour and the incomplete colouration of the three lower petals.

As is seen in table 6 the segregation corresponded to the ratio $9:3:3:1$. Thus the blue colour would be due to a factor *B* and the red to another factor *R*. When both *B* and *R* are present the colour becomes violet; when both are absent it becomes light yellow.

The deviation from the theoretical value is a little too high in the group of the red ones and the light-yellow ones. This depends no doubt on the great seasonal modification of the colour of the corolla, especially the red one. If a plant, which is heterozygote in the colour-factors, does not begin to flower before the height of summer and dies away before the autumn it will probably be noted as light yellow. Especially the red colour seemed to be modified in a very high degree. In the hybrids between the red *V. tricolor ammophila* and *V. arvensis* the red colour is not at all to be seen in the height of summer. Now and then the red colour of the homozygotes is

also difficult to see in the height of summer. It has therefore been necessary to make notes about the flower-colour several times in the summer.

TABLE 6. *The segregation of the flower-colour in F_2 of the cross 2×10 .*

Colour of the petals	Violet	Red	Blue	Light yellow
Observed number	103	21	30	18
Observed pro 16	9,58	1,95	2,79	1,67
Theoretical ratio	$9 \pm 0,605$	$3 \pm 0,476$	$3 \pm 0,476$	$1 \pm 0,295$
Deviation (D)	$+0,58$	$-1,05$	$-0,21$	$+0,67$
D : M_k	0,96	2,21	0,44	2,27

The F_2 -generation of the other crosses, viz. 3×10 and 25×10 gave the same results as the cross 2×10 . The number of individuals being very small and notices made only in the height of summer I deem it useless to report the ratios.

TABLE 7. *The inheritance of the length of the honey-guide.*

Line	The length of the honey-guide											Mean
	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7		
10	—	7	8	3	4	—	—	—	—	—	—	3,3
2	8	18	4	—	—	—	—	—	—	—	—	2,7
F_1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,2
F_2	27	47	43	17	3	1	2	1	1	2	2	3,2

As mentioned in the above a type with the whole spur-petal of a dark-yellow colour (the same as that of the honey-guide) appears in F_2 . It is also here due to carotin, localized in the chromatophors. It is therefore close at hand to suppose that the extent of the honey-guide of the parents is, at least partly, due to different factors; in F_2

a combination occurred resulting in a spreading out of the honey-guide on the whole of the spur-petal.

Table 7 shows the length of the honey-guide in the parent-lines, F_1 and F_2 . Unfortunately I could only make measurements on one single F_1 -plant; the others had died out. 5 flowers were measured on each individual of the parents and of F_2 . The last developed flower was measured on each of the large branches. These were 5, as a rule.

TABLE 8. *The variation of the index of the length of the spur-petal: the length of the honey-guide in the parents and the F_1 - and F_2 -generations.*

Line	Index of the length of the spur-petal: the length of the honey-guide										Mean	
	1,25	1,50	1,75	2,00	2,25	2,50	2,75	3,00	3,25	3,50		
10	—	—	—	—	1	3	13	5	0	1	—	2,66
2	—	—	—	—	8	188	14	—	—	—	—	2,33
F_1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2,48
F_2	8	1	2	10	28	43	37	12	4	0	1	2,37

Table 8 shows the index of the length of the spur-petal to the length of the honey-guide. The length of the spur-petal and the honey-guide were measured at the same time, of course; probably it would have been more correct to measure the area of the spur-petal and the honey-guide, but these measurements are too tedious.

The number of the individuals with a dark-yellow coloured spur-petal throughout is 8. Their index is evidently = 1. In table 7 they correspond to the individuals in the classes 5—7,5.

If the number of the plants with quite dark-yellow spur-petals are counted, the values of 8 dark-yellow and 138 light-yellow are obtained. The ratio pro 16 is 0,877 : 15,123. The observed ratio lies within the limits of the ratio for a dihybrid segregation.

This ratio indicates a dihybrid segregation. The appearance of the dark-yellow spur-petals in F_2 may be explained by the assumption of one factor in *V. tricolor* and another in *V. arvensis*, which both have an inhibiting effect on the development of the honey-

guide. When both these factors are absent the whole of the spur-petal becomes dark-yellow. I think it necessary, however, to make additional investigations.

In the crossings 3×10 and 10×25 plants are also found with dark-yellow spur-petals. Of the first mentioned crossing 7 were dark-yellow and 45 light-yellow, viz. the ratio $1 : 6,43$. Here the deviation is greater than the probable error of the dihybrid ratio. In the latter cross 3 individuals had a dark-yellow spur-petal of 35 in all. Thus, the ratio $1 : 10,35$, which lies within the statistically allowed range.

One plant in the F_2 -generation had the violet colour confined to the end of the upper petals. It looked quite like WITTROCK's *maculata* forms. Its genetics, however, was not investigated as it very soon died.

I have grown the F_2 -generation of three crosses between different varieties of *V. arvensis*, viz. 2×4 , 2×13 and 26×27 . All these lines were »typical» *V. arvensis*. The F_1 -generation of the cross 2×4 , as well as the F_2 , numbering 188 individuals, were all of the same yellow colour as the parents. The same was the case with the cross 2×13 whose F_2 counted about 50 plants and 26×27 with 439 F_2 -individuals. Thus, no synthesis of anthocyan had taken place.

Besides these crosses I have grown the F_1 of several other crosses. In no case a synthesis of anthocyan was observed.

THE INHERITANCE OF THE GREEN SPOT OF THE STYLE.

Two of my *tricolor*-lines had a green spot on the anterior part of the style. When crossed with types devoid of the dark spot this character was found to be dominant. This was the case in 8 F_1 -generations of crosses between types with and without the spot.

I have investigated two F_2 -generations as to the inheritance of this character. In F_2 of the cross 2×10 I found 130 individuals with the spot and 40 without. This gives the observed ratio $2,938 : 1,062$; the theoretical is $3 : 1 \pm 0,1095$. Thus, the agreement is good.

In the other cross (3×10) 38 plants with dark spots were obtained and 7 without. The observed ratio $2,393 : 1,607$ did not agree very well with the theoretical: the deviation is a little more than twice the probable error. The number of individuals, however, was rather small and therefore this deviation may be less significant.

In crosses between types lacking the spot on the style I never

got F_1 -plants with this character; nor did I notice this character in the F_2 -generations of these crosses.

The genetical behaviour of the character spot indicates that it is due to only one Mendelian factor, S .

The colour of the spot is very modifiable to the season, just as was the case with the flower-colour. In spring and autumn it is dark and very easy to see; in the height of summer it is often invisible.

CHLOROPHYLL-VARIATIONS.

The pure lines of *Viola* had a rather different colour as regards the chlorophyll. Line 2, for example, was rather light green; line 10 was considerably darker. The F_1 -generation resembled line 10 in this character. F_2 showed a continual variation between the limits of the parent-lines, and was also a little transgressive. Plants were noted that were darker than line 10 and lighter than line 2. However, no attempts were made to classify the material in groups of different shades of colour. Such a classification becomes rather uncertain and is rather troublesome to do. The variation is certainly due to several genetical factors.

I have also investigated the genetics of another type of chlorophyll-variation in *Viola*, viz. a white spotting of the leaves.

The genetics of the white spotting of leaves show two distinct types — I leave out of consideration the non-hereditary infectious chlorose in *Malva* (BAUR 1906) and other species, and also the albo-variegata and albo-marginata forms.

In the first type it is very probable that the disposition to the albomaculata-character is localized to other parts of the germ cells than the nucleus. In *Mirabilis* (CORRENS 1909) and several other species the descendants of a selfed albomaculata become normal green, albomaculata and white in various ratios. When crossed with a normal green type as male parent the F_1 - and F_2 -generations show the same behaviour as the female parent, when selfed. If the normal green is used as female parent in the crossings the descendants in F_1 and later generations become all normal green. WINGE (1919) has investigated the genetics of an albomaculata in *Humulus Japonicus*. This form breeds true. When crossed with normal green as male parent all descendants in F_1 and F_2 became albomaculata; was the normal green used as female parent they became green. In *Capsicum* (IKENO 1917 a and b) the F_1 -generation becomes albomaculata whether the

albomaculata type is male or female parent. In F_2 and later generations this character did not show any segregation; all descendants were albomaculata. Thus, the genetical behaviour of these types is rather different; common to all of them is that their mode of inheritance does not follow the Mendelian laws.

The other type, on the contrary, may have the disposition to the albomaculata-character localized to the nucleus and probably to the chromosomes. They show Mendelian segregation, when crossed with normal green forms, with dominance to normal green in F_1 . To this group belongs the albomaculata in *Vitis* (RASMUSSEN 1916), *Tropaeolum*, *Ipomea* and other species (CORRENS 1919 and 1920), *Barbarea* (DAHLGREN 1921) and the albomaculata in *Viola*, here recorded.

I have grown the albomaculata form in *Viola* from seeds obtained from a herbarium, collected in Gotland 1912. In 1913 I had 3 plants in culture, all albomaculata. One of these plants was selfed and used for crossings. The selfed descendants were all maculated and have bred true during the five years they have been in culture. The descendants, however, are white-maculated in a very different degree. In some plants the white spots were to be seen already on the cotyledons as small white streaks. Others lacked the white spots when young; these spots were only seen when the plants begun to flower.

When a white-spotted leaf was anatomically investigated the origin of the white spots was found to start with the dying away of solitary or groups of palisade cells. The adjacent palisade cells turn over and press the dead ones more or less together. The destruction process proceeds and often it results in the pushing away of the dead tissue together with the epidermis. By this means the leaf often gets an asymmetrical appearance. Very often so large a part of the leaf dies away that only the middle veins remain. So far as I have observed only the leaves are white-spotted. I never noticed any white spots on the main axis or on the leaf-stalks. When the leaves on the top of the branches and near the growing point are strongly white-spotted they will often die and fall away.

The albomaculata-character gave the impression of being a sort of disease not only because of the falling away of the white-spotted parts of the leaves but also on account of the increasing of the white spots with the increasing age of the plants.

In order to investigate the genetics of the albomaculata-form I crossed it with a normal green *V. arvensis*.

The F_1 -generation showed dominance for normal green. The

reciprocal crosses — about 20 individuals — were of the same shape.

In F_2 a segregation appeared in plants with normal green leaves and in plants with white-spotted. The latter ones were white-spotted in a very different degree; some petals were almost pure green and other were strongly white-spotted just as in the case of selfed albomaculata.

From the cross between normal green and albomaculata 209 normal green and 65 white-spotted were obtained in F_2 ; thus the ratio 3,22 : 1 or pro 4, 3,051 : 0,949. The theoretical value is 3 : 1 \pm 0,1048. The observed value lies thus within the limits of the theoretical.

In the reciprocal cross, where consequently the albomaculata-form was the female parent, 153 normal green and only 12 albomaculata were obtained. The observed ratio was 12,75 : 1 or pro 4, 3,709 : 0,291. The theoretical ratio is 3 : 1 \pm 0,1356. The deviation was more than thrice its standard error; thus it exceeds the statistically allowed range for a monohybrid segregation. The observed ratio pro 16 is 14,8364 : 1,1636. Here the deviation is less than the standard error.

Thus, it appears as would one of the reciprocal crosses give a monohybrid segregation and the other a dihybrid one. Of course, these different segregations *may* be explained by the assumption of different Mendelian factors in the germ cells of the green parent. If this plant had one factor for normal green in the female germ cells and two factors in the male germ cells, the albomaculata-form being recessive in both, the segregation would correspond to the observed one. The explanation of the matter is much more simple, however. The F_2 -generation of the cross normal green \times albomaculata was grown on the experimental field together with the other cultures. As it was not sufficiently large I was obliged to plant the reciprocal cross on a plot a little way off. As I was out travelling a great part of the summer 1917 when F_2 was grown and therefore unable to look over the work on the field, this plot was forgotten at the weeding of the experimental field. When I returned I found this culture quite overgrown of weeds. About half of the plants had died. It is obvious that the white-spotted ones, being much weaker than the normal green, would first become eliminated.

Thus the difference between normal green and white-spotting would be due to one single factor *A*. When this factor is present the plant becomes green; when absent it becomes white-spotted. The

F_3 -generation would have shown the validity of this assumption but the seeds did not germinate.

RASMUSON (1916) accounts of a monohybrid segregation in *Vitis* with regard to the albomaculata-character. CORRENS (1920) found the same case in *Ipomea* and *Tropaeolum*. DAHLGREN (1921) recorded a differing mode of inheritance in *Barbarea*. When crossed with normal green the F_1 -generation becomes green. F_2 showed dihybrid segregation in most families, though the number of the white-spotted plants was too high. Two F_2 -families, however, showed a monohybrid segregation. DAHLGREN presumes that this monohybrid segregation would be due to the fertilization by pollen grains, which had mutated, and which therefore were carrier of only one Mendelian factor for normal green. However, he has not grown the F_3 -generation and the 15 : 1 ratio may therefore be uncertain, especially as the plants were standing very close together. It seems very probable that a selection of the albomaculata-forms might have taken place.

THE SIZE OF THE PETALS.

My pure lines of wild *Melanium* violets represented two different types as to the size of the corolla. The lines of *V. tricolor* and one of the lines of *V. arvensis* had relatively large petals; in most of the other lines of *V. arvensis* they were considerably smaller, as is seen in table 9.

The seasonal modification is very great. In spring and autumn the corolla of the first mentioned type was rather large; in the height of summer it was diminished to about $\frac{2}{3}$ of the size of the spring-flower. The second type, the one most commonly found in *V. arvensis*, became so small-flowering in the height of summer that the petals scarcely covered the stamens and the pistil in the bud.

The difference in soil does not influence the size of corolla in so high a degree, as WITTROCK (1897) states. So far as I could see the size of the corolla was not influenced in a visible degree when a plant was transferred from a sandy locality to fertile manured soil. I made no measurements, however. The number of flowers on the plant, on the contrary, became much larger. The leaves, stipulae and on the whole the vegetative parts became much stronger developed by such a transferring.

This behaviour of the petals, viz. the small influence of inequalities in the soil upon their size, would make the *Melanium* violets to an exel-

lent object for the study of quantitative characters. Irregularities due to the seasonal modification are as easy to avoid — for instance by making all measurements during the same season — as the modifications due to differences in the soil are difficult to avoid. However, *Viola* has other characters that are rather unpleasant. The germination of the seeds is very capricious, a fact to which I often have called attention. Further, *V. tricolor* is herkogamous, as well as F_1 and part of F_2 of the crosses with this species, and therefore it is necessary to pollinate artificially. The sudden bursting of the capsules is another unpleasant character. It may be rather difficult to follow the ripening of the capsules. This is especially the case in warm and dry weather.

I have made use of the length of the petals as a standard of the size of the corolla. The breadth varies, at least in some degree, independent of the length, but I had no time to measure this character. By the measurements I have made use of an apparatus similar to that used by JOHANNSEN (1913) in his work on beans. The scale and figures were engraved on a thick plate of glass in such a manner that it was possible to lay the scale directly upon the petals. The length of the long sides of the triangle was 10 times longer than the short one and therefore the length of the petals was easy to read off. With this apparatus it was possible to measure with a correctness of about 0,1 mm.

In order to determine the means of the length of the petals I have measured 20—30 plants of the parent-lines and F_1 . All fully developed flowers were measured on each plant. The measurements are put together in table 9.

TABLE 9. *The length of the petals in the parent-lines and F_1 .*

Line	10	40	25	3	2	10 × 40	10 × 25	40 × 25	2 × 10	3 × 40	3 × 10	3 × 25
Spur-petal	8,9	6,9	7,2	4,6	6,0	9,6	9,4	8,4	6,9	5,7	5,3	5,3
Upper petal	11,1	7,1	6,7	4,2	6,0	10,7	10,1	8,5	6,7	4,8	5,5	4,4

The lines 10 and 40 belong to *V. tricolor*, and the lines 2, 3 and 25 to *V. arvensis*.

As is to be seen in table 9 the dominant influence of the small-flowering forms of *V. arvensis* is very striking. The bastards between

the large flowering forms of *V. tricolor* (lines 10 and 40) and *V. arvensis* (line 25) with the small flowering types of *V. arvensis* (lines 3 and 4) have petals of about the same length as the latter ones. I have also made hybrids between these and another species of *Melanium violae* viz. *V. Munbyana*, the flowers of which are of the size of a middle sized pansy. The petals of the hybrid were not much larger than those of the small flowering forms of *V. arvensis*.

Quite contrary to this is the behaviour of a large flowering type of *V. tricolor* or *V. arvensis* crossed with another large flowering form. In this case the bastard has at least as large flowers as the largest parent. The same was the case when these types were crossed with *V. Munbyana*. The flowers of these hybrids were at least as large as those of the latter species.

The behaviour of *Viola* is evidently quite analogous to that of *Oenothera*. HERIBERT-NILSSON (1912) crossed *O. Lamarckiana* with *O. biennis* and found that the small flowers of *O. biennis* were dominant to the larger flowers of *O. Lamarckiana*. *O. gigas* has larger flowers than *O. Lamarckiana* and its size of flowers is dominant to that of the latter species.

The size of the flowers in F_2 was only investigated in the case of cross 2×10 . In order to obtain the means of the F_2 5 flowers were measured on each plant. The uppermost flower of the main axis which often is larger than the other and the flowers on the small side branches, which often are rather small, were not measured; only the uppermost, fully developed flowers on the large basal branches were used for determining the mean. The reason why only these flowers were used lies in the fact that the number of these branches is rather constant: the number of the other branches varies much and so is also the case with the number of their flowers. It would have been better, of course, to measure all the flowers on the plant but this would mean too much work; many of the plants had about 50—60 flowers. I think, however, that the means obtained in the above-mentioned manner give a good and exact standard of the size of the flowers; it is the relative variation that is of interest, not the absolute.

The tables 10 and 11 show the variation of the length of the petals in the parent-lines and of the F_2 . The classification is made with the mean of line 10 as starting-point and with 0,6 mm. between the classes for the spur-petal and 0,8 for the upper petals.

TABLE 10. *The length of the spur-petal in cross 2 × 10.*

Line	5,0	5,6	6,2	6,8	7,4	8,0	8,6	9,2	9,8	10,4	Total	Mean	
10	—	—	—	—	1	3	5	4	5	3	2	23	9,0
2	—	4	17	11	—	—	—	—	—	—	—	32	6,0
F_2	1	5	23	25	36	29	15	7	2	2	2	147	7,2

TABLE 11. *The length of the upper petals in cross 2 × 10.*

Line	5,0	5,8	6,6	7,4	8,2	9,0	9,8	10,6	11,4	12,2	13,0	Total	Mean	
10	—	—	—	—	—	2	4	2	6	4	4	1	23	11,0
2	—	9	21	2	—	—	—	—	—	—	—	—	32	6,0
F_2	10	22	34	31	18	13	9	3	2	1	1	1	147	7,0

The variation runs in a continued series between the limits of the parents. Probably it is also transgressive although the number of individuals is a little too small for definite establishing of the behaviour in this case.

The arrangement of the elements of the series is rather skew. Most of the individuals had a length of the petals approaching that of *V. arvensis*; only a few of them had a size of about the same as *V. tricolor*. It is less evident with regard to the spur-petal of the F_2 -generation which depends on the rather inconsiderable differences in the length of the spur-petals of the parents. It is more pronounced in the case of the upper petals. The mean of F_2 lies much nearer the mean of *V. arvensis* than that of *V. tricolor*, as is seen in table 11. As the number of individuals is small I think it useless to give the values of the skewness; they would be too uncertain.

The dominance in F_1 and, partly, the skewness of the variation in F_2 would be explained by the assumption of an inhibiting factor for the length of the petals in *V. arvensis*. This factor shows (probably) complete dominance, and its effect may be much more important than that of any positive factors for the size of the corolla.

Skewness in the variation of the characters of organisms may depend on different causes. QUETELET and PEARSON state that causes resulting in a »tendency to deviation of one side of the mean unequal to the tendency to deviation on the other side« should give a skew curve. The normal distribution of the variants should thus (biologically) be expressed by the development of the binominal formula $(a + b)^n$, or $\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right)^n$, if $a + b = 1$. The positive and the negative deviation from the mean are equal, or about equal, and the causes of the deviations (n) in either very numerous (properly $= \infty$). If a and b are very different, for example $\left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4}\right)^n$ these authors state a dissymmetrical arrangement of the variation. However, this is the case only for very moderate values for n . If the causes of the variation are very numerous (which always may be the case in nature) and independent of each other the result becomes a normal frequency curve. As stated by KAPTEYN (1916) already a value of $n = 20$ gives an almost normal curve.

KAPTEYN states that skew curves result under the influence of factors acting with unequal force on small and large individuals. It is very possible that a factor favourable for the growth in size of a berry, such as a rain, for example, increases the volume of a berry of 5 mm. diam. 0,75 mm.³. Another berry of 10 mm. diam. would increase 6,00 mm.³. The cause of such a different behaviour of these berries may depend on the fact that the reactions of the organisms probably are much influenced by previous reactions.

In the cross here treated the nearness of the mean of F_2 to that of *V. arvensis* may depend on the greater influence of the inhibiting factor than that of the positive factors for the size of the corolla, and the effect of environmental influences. The effect of these latter factors may increase the skewness in such a manner as assumed by KAPTEYN. The positive factors for the length of the petals, on the contrary, may probably influence the size in the opposite direction.

However, F_2 -generations must always show a skewness on account of another cause. Suppose that F_2 -individuals with a »genotypical length« of the petals = 6 mm. are realized as phenotypes. On account of the modification the length of the petals in these phenotypes would vary between 5 and 7 mm. although their genotypical constitution is the same. Another type has the »genotypical length« of 11 mm. When realized as phenotypes those plants would show a length of 8—14 mm. The frequency curve of the length

of the petals in this F_2 -generation evidently must show a distinct skewness. It is my intention, however, to treat this case later.

CORRELATIONS IN THE FLOWER.

The dominance of the small-flowering forms of *V. arvensis* (lines 2 and 4) with regard to the petals and the labellum may be due to one or to several inhibiting factors. The variation in F_2 also argues in favour of this presumption as most of the individuals have the

TABLE 12. *The correlation between the upper petals and the spur-petal.*

Upper petal	S p u r - p e t a l														
	4,81	5,28	5,74	6,21	6,67	7,14	7,60	8,07	8,53	9,00	9,46	9,93	10,39		
4,9	1	0	3	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	5	
	—	—	6	10	3	1	—	—	—	—	—	—	—	20	
5,6	—	—	1	8	6	7	5	—	—	—	—	—	—	27	
6,3	—	—	—	—	4	15	6	2	0	1	—	—	—	28	
7,0	—	—	—	—	1	6	9	4	2	—	—	—	—	22	
7,7	—	—	—	—	—	—	7	6	2	0	1	—	—	16	
8,4	—	—	—	—	—	—	1	3	4	1	—	—	—	9	
9,1	—	—	—	—	—	—	—	2	4	3	—	—	—	9	
9,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2	
10,5	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	3	
11,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	
11,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	
12,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	1	0	10	18	15	30	28	17	13	8	2	1	1	1	145

$$r = + 0,86$$

TABLE 13. *The correlation between the upper petals and the spur-petal.*

Upper petal	S p u r - p e t a l											
	5,74	6,71	6,67	7,14	7,60	8,07	8,53	9,10	9,48	9,93		
4,9	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	2	
	5	6	3	1	—	—	—	—	—	—	15	
5,6	1	2	5	6	3	—	—	—	—	—	17	
6,3	—	—	2	4	2	2	—	—	—	—	10	
7,0	—	—	—	1	6	2	—	—	—	—	9	
7,7	—	—	—	—	6	2	2	0	1	—	6	
8,4	—	—	—	—	1	0	2	1	—	—	4	
9,1	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2	
9,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	
10,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	
11,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	
	6	8	11	13	13	6	5	2	1	0	1	66

$$r = +0,74$$

petals and the labellum of about the same size as the small-flowering parent while only a few of them reach the size of the large-flowering parent. However, it is also necessary to assume the existence of factors with a positive effect. In the large-flowering type the larger flowers were dominant to the smaller, as is mentioned above.

Thus, it seems necessary to assume the existence of inhibiting factors for the quantitative characters in the flower. The question now becomes pressing if this inhibiting effect is due to different factors for each character, or if one and the same factor exercises its influence in all characters. This is very easy to establish. If the small petals and the thin labellum in the F_1 -generation is due to one single factor with a diffuse effect — or to several factors

TABLE 14. *The correlation between the upper petals and the labellum.*

Labellum	U p p e r p e t a l s											
	4,9	5,6	6,3	7,0	7,7	8,4	9,1	9,8	10,5	11,2		
3,0 4,0 5,0 6,0 7,0 8,0 9,0	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	
	1	3	5	2	1	1	—	—	—	—	13	
	—	8	5	4	1	1	1	—	—	—	20	
	1	4	3	2	3	2	1	—	—	—	16	
	—	—	2	1	1	0	1	1	—	—	6	
	—	—	2	0	3	1	0	1	—	—	7	
	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	2	
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	
	2	15	17	10	9	6	4	2	0	0	1	66

$$r = +0,55$$

TABLE 15. *The correlation between the spur-petal and the labellum.*

Labellum	S p u r - p e t a l											
	5,74	6,21	6,67	7,14	7,60	8,07	8,53	9,10	9,46	9,93		
3,0 4,0 5,0 6,0 7,0 8,0 9,0	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
	1	1	4	5	2	—	—	—	—	—	—	13
	4	4	4	2	3	2	0	1	—	—	—	20
	1	3	2	2	4	2	1	0	1	—	—	16
	—	—	1	1	2	0	2	—	—	—	—	6
	—	—	—	3	1	1	1	1	—	—	—	7
	—	—	—	—	1	0	1	—	—	—	—	2
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
	6	8	11	13	13	6	5	2	1	0	1	66

$$r = +0,42$$

showing coupling — a correlation between the length of the upper petals, the spur-petals, and the labellum must exist in F_2 and later generations.

Although the number of individuals in F_2 was almost too small, the variation is arranged in correlation tables. Table 12 shows the correlation between the upper petals and the spur-petal; tables 14 and 15 between the petals and the labellum, and table 13 between the upper petals and the spur-petal of the same individuals as in table 12. The calculation of the coefficient of correlation was made with aid of GALTON'S method described in JOHANNSEN'S *«Elemente»* (1913).

As seen in tables 12—15 there is a positive correlation between the length of the petals and the size of the labellum, and, further, between the length of the upper petal and the spur-petal. These facts may indicate the existence of only one inhibiting factor or several coupled ones.

The coefficient of the correlation between the upper petals ($r = 0,86$ and $0,74$) and the spur-petal is much larger than between the petals and the labellum ($r = 0,55$ and $0,42$). The reason of this may be explained as follows: the upper petals and the spur-petal have joint factors with positive effect while the petals have only the inhibiting factor in common with the labellum.

However, the number of individuals investigated is rather small and the values of the coefficient of correlation are therefore rather uncertain — although they are more than trice their standard error. For a positive settling of the correlation it would be necessary to investigate a much larger number of individuals as well as the F_3 -generation. It is possible that the correlation observed only depends on a mere chance distribution of the values, on account of the small number of individuals; or the value may depend on a correlative modification. I had no occasion to make such an investigation. However, I consider this correlation — not the values of the coefficient of correlation — rather firmly established. It is not probable that the correlations presented in tables 12—15 should be the results of a mere chance.

THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTERS OF THE VEGETATIVE PARTS.

The inheritance of some vegetative characters has also been investigated, most of them only in F_1 . Table 16 shows the results obtained. The greater size of the particular organ has always been

found to be contrary to the behaviour of the corolla in some of the crosses.

Table 17 shows the variation of the length of the odd calyx-leaf in the cross 3×10 . The means of the odd calyx-leaf is about the same in the both parent-lines and F_1 . The variation in F_2 is transgressive. Whether a segregation had taken place or not is not yet settled; the calyx-leaves being much more modifiable than the petals.

TABLE 16. *The length of some vegetative organs in the parent-lines and in F_1 .*

Line	Leaf	Flower-stalk	Stipules	Odd calyx-leaf	The appendix of calyx
2	52,0	49,4	32,3	10,3	4,4
10	50,5	64,2	30,4	11,6	4,9
F_1	56,5	60,6	36,8	12,0	5,0

TABLE 17. *The length of the odd calyx-leaf in the parent-lines and the bastards.*

Line	Length of the odd calyx-leaf in mm.								Mean	Total
	7	8	9	10	11	12	13			
10	1	3	7	7	3	—	—	—	8,75	21
2	—	8	14	6	2	—	—	—	8,57	30
F_1	—	1	2	1	—	—	—	—	8,50	4
F_2	3	8	7	9	8	1	3	1	9,27	40

Another character investigated was the length of the stalk. I had two lines of different height of the stalk in culture, viz. No 2 and 13. In other characters they were identical. The average of the stalk of line 2 was 26,6 cm., of line 13 11,6. F_1 was 15,3 cm.; thus, it was about intermediate. F_2 showed a continuous segregation. Most plants were intermediate and only a few reached the height of the parents. Unfortunately a large number of the plants were destroyed and therefore I made no calculations of the variation. Probably the segregation was due to several factors.

THE INHERITANCE OF THE GROWTH FORM.

In *Melanium* violets different growth forms occur. In one type, which may be the most common one, it is possible to distinguish main axis and about 5—6 large branches proceeding from the basis of the axis near the ground and growing straight upwards. To this type, schematically drawn in fig. 3 A (p. 255), the lines 2, 10 and 13 belong. *V. Munbyana*, *V. splendida* and many, perhaps all, pansies belong also to this type. Another type (B) has the branches pressed to the ground. When the plant is rather young one of the branches is a little thicker than the others. This branch corresponds presumably to the main axis of the first type. When the plant becomes older it is not possible to distinguish this branch from the other branches. The lines 3, 4 and 5 belong to this latter type.

Figure 3 D shows a type which has the main axis in an erect grow-position and the branches in a horizontal. I have grown one line (35) of this type. Another type is shown in figure 3 E. The main axis take up a slanting position; the branches are horizontal (line 12). These two pure lines belong both to *V. arvensis*, and both bred true. I have not used them for crossings, however.

I have only grown the F_2 -generation of one cross between different types of growth forms in *V. tricolor* and *V. arvensis*, viz. the lines 2 and 4, both belonging to *V. arvensis*. The F_1 -generation was intermediate. The main axis was more than half upright, and the branches about intermediate between the parents. The appearance of F_1 is to be seen in figure 3 E.

F_2 showed a continuous variation. All kinds of transitions between the erect branches of line 2 and the prostrate ones of line 4 were found. Further, the position of the main axis and the branches varied at least relatively independently of each other. Thus, types with an erect main axis and prostrate branches were found. Types with prostrate main axis and erect branches, however, were not noticed. It is therefore possible that coupling was present in some degree.

The measuring of the angles are rather difficult and therefore no values were obtained. Of course, it is possible that some plants have been put in a wrong class; especially may this be the case with regard to the branches, which were rather difficult to classify. The existence of several much ramified branches made the estimation of the mean of the angle still more difficult.

As is to be seen in table 18 the F_2 -generation is only complete

with regard to the position of the main axis. I was not able to make a complete classifying of the growth form of the branches, as this called for a long time of investigation. On account of the fact that the main axis and the branches were not investigated at the same time an analysis of a possible coupling between the factors for the position of the main axis and the branches could not be made.

TABLE 18. *The growth forms in F_2 .*

Growth form	Erect	Almost erect	Half erect	Almost prostrate	Prostrate
Main axis.....	20	42	85	30	11
Branches	2	3	16	13	10

It is not easy to state anything with regard to the factorial differences between the parent lines. On account of the variation in F_2 , however, I do not think that the differences are very great.

A few crossings both belonging to the type A were also made, viz. 2×10 and 2×13 . F_1 resembled the parents and did not show any segregation in F_2 . The same was the case with crossings with *V. Munbyana*. Thus the erect forms seemed to have the same factor complex.

CROSSINGS WITH *V. MUNBYANA*.

V. Munbyana Boiss. & Reut. is a large flowering *Melanium* violet; contrary to *V. tricolor* and *V. arvensis* it is a perennial and winters by new shoots developed at the end of summer or in the beginning of autumn. During the first year the growth form is the same as in lines 10 and 2 (type A); then it becomes prostrate. It is much more robust during the first year than these forms. The petals are much larger than in *V. tricolor* and crenated in the margin. Their colour is violet with an ash-grey tinge. If the anthocyan is extracted and the solution warmed up it does not become colour-less as is the case with a solution of the anthocyan of *V. tricolor*. It is considerably discoloured, it is true, but a blue-gray or ash-grey tinge is still seen. The pollen-magazine is closed and the labellum well developed.

I have crossed *V. Munbyana* with a line of *V. tricolor* (line 10), as well as with lines of *V. arvensis* (lines 5 and 25). As the hybrids between these species and *V. Munbyana* are nowhere described, so far

as I know, I will give a relatively detailed account of the three hybrids made.

V. Munbyana (line 45) \times *V. tricolor* (line 10).

The hybrid was very robust in the vegetative parts, and the branches obtained a length of up to $\frac{3}{4}$ of a metre. However, they were not quite as thick as those of *V. Munbyana*. In autumn the old branches died away, just as is the case in this species, and new shoots developed in their place; these wintered. The flowers were of about the same size as in *V. Munbyana* although the petals were a little more narrow. The colour is also about the same as in this species although the ash-grey tinge is a little fainter. The crenation was not so distinct. The labellum was large and the pollen-magazine closed.

V. arvensis (line 5) \times *V. Munbyana* (line 45).

The *arvensis* parent was prostrate. The hybrid was half prostrate and had the same growth form as the bastard 2×4 (type *E*) in the first year. The bastard was also perennial. It then assumed the same growth form as that of *V. Munbyana*. The hybrid gave the impression of being less robust than the first mentioned. The colour of the corolla was about the same as that of the hybrid between *V. tricolor* and *V. arvensis* (10×2) already treated. Thus, the upper petals were violet; the three lower were light yellow or, in spring and autumn, light yellow with a violet margin. The *arvensis* parent had very small flowers like the lines 3 and 4. The hybrid was very small flowering. The corolla was not more than about twice that of line 5. Any crenation of the petals was not to be seen. The pollen-magazine of the *arvensis* form was almost open; that of the hybrid a little more closed.

V. Munbyana (line 45) \times *V. arvensis* (line 25).

Line 25 was a rather large flowering type with rather broad petals. The flowers of the hybrid were large, perhaps not quite as long as those of *V. Munbyana* but proportionally broader. In other characters the hybrid resembled the other cross with *V. arvensis* (5×45).

The behaviour in F_1 of the characters already treated in the description of the hybrids between *V. tricolor* and *V. arvensis* follows the course to be expected. Thus, the very small flowers were dominant to the larger ones, in the group of the larger types the very large type was dominant to the less large. The violet flower colour

is dominant, but the colour factors developed the colour in the three lower petals to a limited degree only. The growth form in a cross between forms with erect main axis and branches and a prostrate type was also in this case about intermediate etc.

The F_2 -generation of the cross 45×25 .

I have only grown the F_2 -generation of one of these crosses, 45×25 . As I had only about 20 F_2 -plants, I have not made any calculations of the ratios.

All of the F_2 -plants were of a different appearance, and they showed segregation in all characters, so far as I could see. Probably a segregation took also place as to the duration of life. In any case about $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ of the F_2 -population died away during the winter. Thus, the character of perenniality in *Viola* is a dominant one, it shows probably monohybrid segregation in F_2 , as is the case in other plants investigated with regard to this character.

The reason of mentioning this F_2 -generation, in spite of its small number of individuals, lies in the fact that it exemplifies a species-hybrid showing segregation in F_2 .

V. Munbyana seems to be nearly related to the *tricolor*-group. The fertility of the pollen of the primary hybrid is very good. By germination in glucose-agar I found a germination-power of 95—100 %. The ovules seemed also to be quite fertile. In any case, the fructification was very good. BECKER (1910) has put *V. Munbyana* in the *calcarata* group. It is possible, however, that other species of this group will show the same genetical behaviour to *V. tricolor* and *V. arvensis* as does *V. Munbyana*.

DISCUSSION OF THE RESULTS.

The systematics of the great mass of phenotypes known as *V. tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. is rather difficult. LINNÆUS grouped them together in one single species, *V. tricolor*; the small and yellow flowering type was later characterized as a variety of this species (DE CANDOLLE 1824). Still later it was broken out and put up as a separate species, *V. arvensis* MURR. As the variation in these species was very large an effort was made to divide them in subspecies and lower systematical units. WITTROCK (1897) puts up about 40 well distinguished forms. When cultivated they were all found to breed true. They fill thus the systematical demands on subspecies. BECKER (1910) deals with about 20 subspecies.

WITTROCK's treatise, how excellent it may be and in spite of the fact that it is based upon cultural experiments, has only limited value. It is not possible to throw all the types of our wild *Melanium* violets into his sub-species and forms. My line 25, for example, which is found on the west shores of Skåne is not identical with WITTROCK's *V. arvensis curtisepala*, which is a coast-form from Gottland. My line 2, probably one of the most common up-land forms in Skåne, is not quite the same as his *V. arvensis communis*, the common up-land form in middle Sweden. Many other examples could be mentioned.

The correctness of the idea of *V. arvensis* as a distinct species is more than doubtful when the variation in F_2 of a cross between *V. tricolor* and *V. arvensis* is considered. As above is pointed out most characters investigated showed an independent variation. It is true, two »essential species characters», viz. the size of the corolla and the development of the labellum are (probably) due to one single factor; the other characters segregate probably independently. Further, most of these characters showed a continuous variation. The result is that continuous series of transitions are found in such a cross. Many of the F_2 -plants will in some characters be »typical» *V. arvensis* in other »typical» *V. tricolor*, and in other intermediate. Consequently, it will not be possible to put them in any of these species. The same is the case with types found in nature. Line 25, for example, has the species character large flowers developed in about the same degree as in »typical» *V. tricolor*. The flower colour is the same as in *V. arvensis*. The pollen-magazine is about intermediate. *V. tricolor ammotropha* has the colour characters and the size of the corolla of *V. tricolor*; the pollen-magazine is not quite closed. Thus, it is about intermediate as to these characters. The same is the case with other forms distinguished by WITTROCK. On account of this continuous variation in nature and in the F_2 -generation of crosses between *V. tricolor* and *V. arvensis* I consider it incorrect to divide our wild *Melanium* violets in two species. I think the only right thing to do is to go back to the Linnean idea and put all the varying types together in the one single species, *V. tricolor* L.

RAUNKIAER (1918) has stated the »isoreagents» as the final units of systematism. The isoreagents are all those individuals that show the same reaction with the external conditions; they are all isophene. The isoreagent is thus only a new and rather unnecessary term covering the well known fact that individuals exist which are morphologically quite identical, or isophene (JOHANNSEN, 1913). I deem it

therefore more convenient to use the term of JOHANSEN, viz. isophene.

The old method of naming the different isophenes with different latin names is troublesome even if only a rather small part of the variation in *V. tricolor* should be treated. CLAUSEN has made use of another method. His denomination is a shortened description of the morphological characters of the plants treated. Thus a plant with violet flower (*v* = violaceus), large corolla (*gr* = grandis), well developed labellum (*lab* = labellum), dark spot on the style (*mac* = maculatus) and closed pollen-magazine (*cl* = clausus) is named *v, gr, lab, mac, cl*. This method has its advantages. It becomes possible to name an isophene by a simple counting up of the contracted latin names of its characters, instead of beating one's brain with the invention of a multitude of latin names. Further, it would facilitate for the biologist the understanding and the looks of a certain plant-association, as well as the segregations for the geneticist. The reader of their papers, on the contrary, will find this nomenclature rather troublesome. My line 2, for example, should be named (english contractions): *yel, sm, unbr, h-sm, h-cl, smlab, bwrđ, l-gr, st-sm, hg, er-br, er-max*. The characters of the line were: light yellow corolla (*yel*), small petals (*sm*), unbranched honey-streaks (*unbr*), small honey-guide (*h-sm*), half closed pollen-magazine (*h-cl*), small labellum (*smlab*), the inlet to the stigmatic chamber directed backwards (*bwrđ*), light-green chlorophyll colour (*l-gr*), small stipules (*st-sm*), high stature (*hg*), erect branches (*er-br*), erect main axis (*er-max*); not to mention other characters. When a species is investigated to a very high degree (for example as *Drosophila*) and the isophenes denominated in this manner it would be necessary to add a dictionary to the paper for the reader's service.

The classifying of the isophenes of *V. tricolor* in systematical units of higher orders might also be very difficult. The differences as to the morphological characters are many in *V. tricolor*, and if free combination occurs the number of isophenes will become very large. CLAUSEN has investigated 6 groups of characters, which gave 192 possible combinations. Perhaps some of these characters, being of »less systematical value», may be left out; it is possible that other characters may be added, however. Such an elimination of characters less valuable in systematics is possible, of course, although the question as to the value of a character always becomes arbitrary. The inheritance of most of the characters here treated — many of which *must* be used in the systematizing of the subspecies or smaller groups — shows a

continuous variation in nature as well as in F_2 with the exception of the colour characters: it is therefore impossible to put the intermediates in any class. The impossibility of using such characters in systematical classification is evident. The possibility of making a tolerably useful classification of the Linnean species *V. tricolor* seems therefore an unsolvable task. The systematist may be obliged to confine himself to give descriptions, as detailed as possible, of the variation in the species.

All the characters with the exception of the corolla and the development of the labellum combined freely in F_2 , so far as I could find. If the statements of MORGAN and FEDERLEY as to the localization of the genes in the chromosomes are correct coupling might probably occur. CLAUSEN states the very interesting and important fact that the number of chromosomes varies in *V. tricolor* and *V. arvensis*. He found 13 chromosomes in *V. tricolor* and 15 or 17 in *V. arvensis*. This discovery may be of great importance for the theory of the localization of the factors in the chromosomes.

The origin of the variation in *V. tricolor* has to some degree occupied the evolutionist. JORDAN (1848) cultivated plants of this (and other) species and found that they bred true. He interpreted the results of these experiments as proofs of the fallacy of any evolution theory. In his book »Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation» DE VRIES (1916) states the »elementary species» of *V. tricolor* as examples of forms originated by mutation. LOTSY has presented a theory of evolution by means of hybridization, as is well known. In one of his papers (1915) he also mentions the elementary species of *V. tricolor*. Against the assumption of DE VRIES as to their origin by mutations he thinks that they are products of segregations as a result of crossings. The same should be the case in the other classical example on elementary species mentioned by DE VRIES, viz. *Erophila verna* (see ROSEN 1911).

A preliminary note of mine (1914) led LOTSY to make this statement as to *Viola* and therefore a few words shall be said as to the appearance in F_2 of types resembling the elementary species of WITTRÖCK. In the F_2 -generation of one cross between *V. tricolor* and *V. arvensis* (2×10) at least three types appeared which showed such a resemblance. Some red flowering plants with almost closed pollen-magazine were of the same appearance as *V. tricolor ammotropa*. A light-yellow and large flowering plant resembled *V. arvensis curtisepala* and another had the *maculata*-character. In another cross bet-

ween these species (3×10) a plant was found to be phenotypically identical with my line 2. In a cross between two *arvensis* forms (2×4) some F_2 -plants with the same appearance as my pure lines 12 and 35 were found. However, I could only state the phenotypical identity between these products of segregations and the types living and collected in nature; their true-breeding was not ascertained. On account of the above studies in *Viola* I dare say that probably the majority of WITTRICK's forms would be found to be present in the F_2 -generation of a cross between certain extremes of his forms, for instance *V. tricolor genuina versicolor* \times *V. arvensis patens*.

I have never observed any mutations in my cultures, which is quite explainable on account of the relatively small number of plants. However, in spite of the occurrence in F_2 of forms resembling forms already existing in nature the assumption of the origin of the forms of *V. tricolor* by mutations is not therefore to be rejected as quite absurd. Even negative mutations might give rise to such forms; positive mutations would give rise to any form. For example, a violet and small-flowering type with small labellum would result in a form similar to *V. arvensis curtisepala* if the colour factors and the inhibiting factor for the length of petals and labellum were lost etc. However, the »true» negative mutations hitherto found and investigated make this assumption less probable. They are all less vital than their original form, and low vitality has not been found in any form of *V. tricolor*.

On the other hand, the fact that types similar to types already existing in nature are found in F_2 of crosses between different forms is, according to my opinion, not a proof of the theory of evolution by means of hybridization. As to the origin of the mass of phenotypes known as *V. tricolor* nothing can be said on the basis of my experiments. They only indicate that the variation in this species is due to re-combination of Mendelian factors.

SUMMARY.

1. In one cross between an autogamous form of *Viola arvensis* (line 2) and a herkogamous of *V. tricolor* (line 10) F_1 became herkogamous. F_2 showed segregation in autogamous and herkogamous plants in the ratio 1 : 2,35. This ratio lies within the statistically allowed ranges for a monohybrid segregation. However, the segregation may

not be due to one single Mendelian factor only as herkogamy probably depends on three morphological characters, viz. the development of the labellum, the direction of the opening of the stigmatic chamber, and the nature of the pollen-magazine (more or less closed). All these characters were found to vary independently in F_2 . Further, the F_1 generation of a cross with another herkogamous *V. tricolor* (40 \times 3) was autogamous.

2. F_1 of the cross between the violet flowering *V. tricolor* (10) and the light-yellow *V. arvensis* (2) became violet. F_2 showed dihybrid segregation in 9 violet : 3 blue : 3 red (red violet) : 1 light-yellow. The blue colour is due to a factor B , the red to another factor R . When both are present (BR) the petals become violet, when absent (br) they become light yellow.

3. The dark-yellow honey-guide was of the same appearance in the parent lines and in F_1 of this cross. In F_2 types appeared with the whole of the spur-petal of the same dark-yellow colour as that of the honey-guide. The ratio was about 15 with small honey-guide : 1 with the whole of the spur-petal dark-yellow.

4. When types with a dark-green spot on the front of the style were crossed with types without the spot this character was found to be dominant in F_1 . F_2 showed monohybrid segregation. Thus, this character was due to one single Mendelian factor (S).

5. A form with white-spotted leaves of about the same appearance as most of the albomaculata forms was found in *V. arvensis*. It bred true as to this character. F_1 became normal green leaved when crossed with normal green and F_2 showed monohybrid segregation. The albomaculata-character was due to the absence of one factor (A).

6. As to the size of the corolla, determined by measuring the upper petals and the spur-petals, two types were noticed; one with very small flowers and another with relatively large. When crossed with a large the small-flowering type was found to be dominant. When a large flowering was crossed with another large flowering the largest flowers were more or less dominant. F_2 of the first mentioned cross showed a continuous variation and most of the plants had a size of petals approaching that of the small-flowering parent.

7. The variation of the size of the labellum in the crossings was similar to that of the petals. Thus, the F_1 -generation had a labellum of about the same size as the smaller parent, and most of the F_2 -individuals were grouped around the mean of this parent.

8. A correlation between the length of the upper petals, the spur petal and the development of the labellum was noticed in F_2 . On account of the dominance in F_1 and the correlations in F_2 the presence of an inhibiting factor common to the petals and the labellum was assumed in the small flowering types.

9. When a type with erect main axis and erect branches was crossed with a type with prostrate axis and branches F_1 became about intermediate. F_2 showed a continuous segregation as to these characters. Both these characters probably varied independently. An absolute coupling was not at hand in any case. The differences in growth form may be due to several factors.

10. Types with different height gave an intermediate F_1 when crossed. The variation in F_2 was continuous between the limits of the parents.

11. The hybrids between *V. Munbyana* and different forms of *V. tricolor* and *V. arvensis* had the appearance to be expected when a violet of the large flowering type was crossed with the above discussed species.

12. A small F_2 -generation of a cross between *V. arvensis* and *V. Munbyana* showed segregation in all characters investigated.

13. The variation of the Swedish *Melanium* violets *V. tricolor* and *V. arvensis* is due to re-combination of Mendelian factors at least to a very high degree.

14. On account of the variation of the F_2 -generation of crosses between *V. tricolor* and *V. arvensis* and the variation in nature in these species the author argues that they should be put together in one single species, *Viola iricolor* L.

LITERATURE CITED.

1. BAUR, E. 1906. Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitz.-ber. preuss. Akad. Wissensch.
2. — 1910. Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.
3. CANDOLLE, A. P. DE. 1824. Prodrômus systematis naturalis Regii vegetabilis. Pars I.
4. CLAUSEN, J. 1921. Studies on the Collective Species *Viola tricolor* L. Bot. Tidsskr. 37. København.
5. CORRENS, C. 1909. Vererbungsversuche mit blass (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.

6. CORRENS, C. 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen, I. Sitz-ber. preuss. Akad. Wissensch.
7. — 1920. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen, IV. Sitz-ber. preuss. Akad. Wissensch.
8. DAHLGREN, O. 1921. Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. Hereditas II.
9. HERIBERT-NILSSON, N. 1912. Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.
10. IKENO, S. 1917 a. Studies on the Hybrids of *Capsicum annuum*. Journ. of Genetics.
11. — 1917 b. A Note to my Paper on some Variegated Races of *Capsicum annuum*. Journ. of Genetics.
12. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena.
13. JORDAN, A. 1848. Observations sur plusieurs plantes nouvelles, rares ou critiques de la France I, II. Lyon.
14. KAPTEYN, J. C. 1916. Skew Frequency Curves in Biology and Statistics. Rec. Trav. bot. Néerl. XIII.
15. KRISTOFFERSON, K. B. 1914. Über Bastarde zwischen elementaren Species der *V. tricolor* und *V. arvensis*. Botaniska Notiser.
16. — 1916. Om nedärvning av herkogami och autogami hos *Viola*. Botaniska Notiser.
17. — 1921. Spontaneous Crossing in the Garden Bean, *Phaseolus vulgaris*. Hereditas II.
18. LOTSY, J. P. 1915. Kreuzung oder Mutation die mutmassliche Ursache der Polymerie. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.
19. RASMUSON, H. 1916. Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.
20. RAUNKIAER, C. 1918. Über den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erblchkeitsforschung. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.
21. ROSEN, F. 1911. Die Entwicklung der elementaren Arten bei *Erophila verna*. Beitr. Biol. der Pflanzen.
22. VRIES, H. DE. 1906. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin.
23. WINGE, O. 1919. Om den ikke mendlende Arvelighed hos brogetbladede Planter. Medd. Carlsb. lab.
24. WITTRÖCK, V. B. 1897. Violastudier I. Acta Horti Bergiani.

ÜBER ÄHRCHENABSTAND UND ÄHRCHENZAHL BEI EINIGEN WEIZENKREUZUNGEN

VON BIRGER KAJANUS

LANDSKRONA, SCHWEDEN

(With a summary in English)

MIT dem Verhalten des Ährenbaues bei *Triticum*-Kreuzungen haben sich vorher nur wenige Forscher beschäftigt. Besonders bemerkenswert sind diejenigen Untersuchungen, die NILSSON-EHLE (1911) und PARKER (1914) über den Ährchenabstand bei Kreuzungen zwischen *vulgare* und *compactum*, und zwar in beiden Fällen an einem umfangreichen Materiale, ausgeführt haben. Von Interesse sind aber auch die weniger umfassenden Studien MALINOWSKIS über Ährchendichte und Ährchenzahl bei verschiedenartigen Kreuzungen (1914, 1916, 1918).

Meine unten besprochenen Untersuchungen beziehen sich teils auf drei Kreuzungen zwischen Vertretern der Dinkelreihe, nämlich eine Kreuzung *vulgare* \times *Spelta*¹ und reziproke Kreuzungen *compactum* \times *Spelta*, teils auf drei Kreuzungen zwischen je einem Vertreter der Dinkelreihe und der Emmerreihe, nämlich zwei Kreuzungen *vulgare* \times *turgidum* und eine Kreuzung *vulgare* \times *dicoccum*. Sämtliche Elterntypen vertraten reine Linien. In bezug auf *vulgare* handelt es sich um zwei Rassen, die mit den Nummern 1 und 2 bezeichnet werden; Nr. 1 ist Weibulls Idunaweizen, Nr. 2 ist diesem ähnlich, hat aber etwas lockerere Ähren mit etwas geringerer Ährchenzahl. Betreffs der übrigen Gruppen ist nur von je einer Rasse die Rede. Die *dicoccum*-Rasse ist aus der Sorte Blé Amidonnier noir gezogen; Sortennamen der von *Spelta*, *compactum* und *turgidum* verwendeten Rassen sind mir nicht bekannt, auch *vulgare* 2 ist eine namenlose Rasse.

Von der Kreuzung *vulgare* \times *Spelta* wurden drei, von der Kreuzung *compactum* \times *Spelta* zwei, von der Kreuzung *Spelta* \times *compactum* drei Generationen analysiert. Indessen wurden nicht alle F_3 -Bestände der letzten Kreuzung in bezug auf Ährchenabstand und Ährchenzahl untersucht, bei der Auswahl wurde aber darauf geachtet, dass

¹ Ich untersuchte auch andere Kreuzungen zwischen *vulgare* und *Spelta* in bezug auf den Ährenbau, sehe aber hier von denselben ab.

Bestände von allerlei Typen und Spaltungen mitgenommen wurden. Von den Kreuzungen *vulgare* \times *turgidum* und *vulgare* \times *dicoccum* wurden je drei Generationen gezogen, die dritte jedoch nur nach einer Auswahl von F_2 -Pflanzen, ausserdem werden die an gewissen kleineren F_3 -Beständen erzielten Resultate hier nicht angeführt. Die bezüglich der Elterntypen mitgeteilten Zahlen gründen sich auf Pedigreebestände, die im Jahre 1914 geerntet wurden. Die Ernte des Kreuzungsmaterials fand in den Jahren 1912 bis 1918 statt, und zwar in folgender Weise: von *vulgare* \times *Spelta*, *vulgare* \times *turgidum* und *vulgare* \times *dicoccum* F_1 1912, F_2 1913 und F_3 1914; von *compactum* \times *Spelta* und reziprok F_1 1916, F_2 1917 und F_3 1918.

Bei der Untersuchung wurde je eine Ähre der betreffenden Pflanzen verwendet, mit Ausnahme von F_1 der Kreuzungen zwischen *compactum* und *Spelta*, wo mehr Ähren benutzt wurden. Bei der Analyse wurden jedoch nicht durchgehends sämtliche Pflanzen der berücksichtigten Bestände mitgenommen, teils weil Ähren nicht von allen Pflanzen aufbewahrt worden waren (es handelt sich dabei um gewisse F_1 -Pflanzen und um einige schlecht entwickelte, aber trotzdem verfolgte F_2 -Individuen), teils weil gebrochene Ähren und solche, die augenscheinlich spontane Bastarde vertraten, von der Analyse ausgeschlossen werden mussten. An den untersuchten Ähren ermittelte ich Spindellänge (L) und Ährchenzahl (A) direkt, wonach ich den Ährchenabstand durch die Formel $L : (A - 1)$ berechnete.

Bei der Gruppierung der Ährchenabstände verwendete ich durchweg eine Klassendifferenz von $\frac{1}{2}$ mm; bei der Gruppierung der Ährchenzahlen setzte ich eine Einheit als Klassendifferenz, mit Ausnahme der Kreuzungen mit *turgidum* und *dicoccum*, wo eine Klassendifferenz von 2 Einheiten vorteilhafter erschien. In bezug auf die F_1 -Werte ist zu erwähnen, dass diese in allen denjenigen Fällen, wo die Analyse sich nur auf eine einzige Pflanze bezog, exakt angegeben sind. Eine zahlenkritische Behandlung des vorliegenden Materiales war, wie orientierende Berechnungen und Erwägungen zeigten, für die bis jetzt gezogenen Schlüsse ohne Bedeutung¹.

Als Grundlage meiner hier behandelten Untersuchungen dienten ungefähr 15000 Individuen. Die Resultate werden in den beigegeführten Tabellen ausführlich mitgeteilt und im Texte kurz erläutert. Bei dieser Erläuterung beschränke ich mich im ganzen auf generelle Ergebnisse.

¹ Geplante mathematische Spezialstudien am betreffenden Material habe ich bis auf weiteres aufgeschoben. Bei diesen späteren Studien will ich auch die Ährenlänge behandeln.

Eine übersichtliche Darstellung der Vererbungsverhältnisse wird in einer anderen Abhandlung gegeben (1923, Kreuzungen XIII, XVI, XVII, XVIII, XIX und XX). Da die im folgenden angeführten Spezialtabellen dort nicht vorkommen, bildet der vorliegende Bericht eine fundamentale Ergänzung der erwähnten Abhandlung.

VULGARE \times SPELTA.

(Tab. 1—10).

F_1 war dem *Spelta*-Elter habituell ziemlich ähnlich. F_2 spaltete in *Spelta*- und *vulgare*-Typen nebst allerlei Zwischenformen, die überhaupt leichter von den *vulgare*-Typen als von den *Spelta*-Typen abgegrenzt werden konnten. Aus F_3 des verfolgten F_2 -Bestandes 2723 ging hervor, dass es sich in F_2 prinzipiell um die Spaltung 1 SS : 2 Ss : 1 ss handelte (S = das Gen des *Spelta*-Habitus).

ÄHRCHENABSTAND.

Die Ährchenabstände der Elterntypen waren sehr verschieden, weshalb man glauben könnte, dass der Unterschied von vielen speziellen Genen für Ährchenabstand (vorläufig als *L*-Gene bezeichnet) bedingt wurde. Betrachtet man indessen die Ährchenabstände der verschiedenen Gruppen der F_2 -Bestandes 2723 und der F_3 -Bestände 550 und 579 (Tab. 1), vergleicht man ferner die für die Summen der F_3 -Bestände erhaltenen Werte (Tab. 2), so ergibt sich, dass die Mittel der *Spelta*-Pflanzen beträchtlich grösser waren als diejenigen der *vulgare*-Pflanzen. Da es anzunehmen ist, dass in jedem dieser Fälle *Spelta*-Pflanzen und *vulgare*-Pflanzen überhaupt dieselben *L*-Gene besaßen, so muss man folgern, dass die betreffenden Unterschiede wesentlich darauf beruhten, dass das *Spelta*-Gen (S) nebst besonderen morphologischen Merkmalen auch eine Zunahme des Ährchenabstandes bewirkte. Da ferner der Unterschied in den angeführten Fällen — durchschnittlich ungefähr 2 mm — nicht grösser war als derjenige zwischen den Eltern, so könnte man schliessen, dass die Annahme spezieller *L*-Gene zur Erklärung der zwischen den Eltern vorhandenen Differenz *a priori* nicht nötig wäre. Aus dem Umstande jedoch, dass in F_2 — F_3 von den Eltern distinkt abweichende Typen vorkamen, muss man damit rechnen, dass die Eltern sich auch in bezug auf solche Gene unterschieden, obwohl diese zur sichtbaren Differenz nicht wesentlich beitrugen.

Die Heterozygoten nahmen eine mittlere Stellung ein mit einer gewissen Annäherung an die *Spelta*-Gruppe.

Die Mittel der F_3 -Bestände sind in der Tabelle 3 zusammengestellt; einige Mittel, die in der Tabelle 2 mit Klammer umgeben sind, wurden aus verschiedenen Gründen, auf die ich hier nicht einzugehen brauche, aus der Zusammenstellung ausgeschlossen. Die Differenz zwischen *Spelta*-Typen und *vulgare*-Typen tritt auch in dieser Tabelle sehr deutlich hervor; ausserdem ersieht man aus dem Verhalten der spaltenden Bestände die Zwischenstellung der Heterozygoten, indem die Mittel der betreffenden Bestände natürlich wesentlich von den Heterozygoten beeinflusst worden sind, da *Spelta*-Pflanzen und *vulgare*-Pflanzen sich annähernd kompensiert haben.

ÄHRCHENZAHL.

Wie die Ährchenabstände sind auch die Ährchenzahlen der Eltern sehr verschieden, und hier wie dort spielt das Vorhandensein bzw. Fehlen des Gens *S* die Hauptrolle. Vergleicht man nämlich die Mittel der *Spelta*-Typen und der *vulgare*-Typen im F_2 -Bestande 2723, in den F_3 -Beständen 550 und 579 (Tab. 4) und in den Summen der F_3 -Bestände (Tab. 5), so findet man, dass die Ährchenzahl der *Spelta*-Typen erheblich niedriger ist als diejenige der *vulgare*-Typen, und zwar ist die Differenz etwa 2. Das Gen *S* bewirkt also eine Verminderung der Ährchenzahl. Dass die Eltern sich indessen auch in bezug auf spezielle, die Ährchenzahl beeinflussende Gene unterschieden, geht daraus hervor, dass in F_2 — F_3 transgressive Typen vorkamen.

Die Heterozygoten nahmen eine Zwischenstellung ein, jedoch mit einer gewissen Annäherung an die *vulgare*-Typen.

Die Mittel der F_3 -Bestände (dieselben wie in der Tabelle 3) sind in der Tabelle 6 zusammengestellt; sie beleuchten sehr schön den generellen Unterschied zwischen *SS*-, *Ss*- und *ss*-Typen.

BEZIEHUNG ÄHRCHENABSTAND—ÄHRCHENZAHL.

Aus den Tabellen 7—9, die sich auf das gegenseitige Verhalten des Ährchenabstandes und der Ährchenzahl bei *Spelta*- und *vulgare*-Beständen sowie bei Spaltungsbeständen in F_3 beziehen, ist keine deutliche Korrelation in genannter Hinsicht herauszulesen. Die Tabelle 10 dagegen, die alle F_3 -Bestände umfasst, zeigt eine negative Korrelation zwischen Ährchenabstand und Ährchenzahl; diese Korrelation ist aber natürlich auf die Beziehung *Spelta* — *vulgare* zurückzuführen.

COMPACTUM \times SPELTA UND SPELTA \times COMPACTUM.

(Tab. 11—14).

F_1 zeigte in bezug auf Ährenhabitus ein überhaupt intermediäres Verhalten, obwohl gewisse *Spelta*-Merkmale relativ stark hervortraten (die frappant grosse Ährenzahl dürfte wesentlich mit äusseren Umständen zusammenhängen). F_2 ergab eine komplizierte Spaltung mit *Spelta*-Typen sehr verschiedener Ährendichte, *compactum*- und *vulgare*-Typen sowie allerlei Zwischenformen. Auf Grundlage der F_3 -Generation, die nach dem F_2 -Bestande 527 der Kreuzung *Spelta* \times *compactum* gezogen wurde, konnte festgestellt werden, dass es sich um eine dihybride Spaltung handelte, die auf der Tätigkeit der Gene S und C beruhte (S = das Gen des *Spelta*-Habitus, C = das Gen des *compactum*-Habitus). Trotzdem es nicht möglich war, gewisse F_3 -Bestände ganz sicher zu beurteilen, stellte es sich heraus, dass die betreffenden Gene sich unabhängig von einander vererbten. Konstanz wurde erreicht von mehr oder weniger lockerährigen *Spelta*-Typen ($SScc$), von dichtährigen *Spelta*-Typen ($SSCC$), die eine ganz neue Gruppe bilden, die ich mit dem Namen *compacto-Spelta* bezeichne, ferner von *compactum*-Typen ($ssCC$) und von *vulgare*-Typen ($sscc$) verschiedener Ährendichte.

ÄHRCHENABSTAND.

Der sehr grosse Unterschied zwischen den Eltern beruht im ersten Raume auf die Wirkungen der Gene S und C , wie aus der Spaltung des verfolgten F_2 -Bestandes 527 ohne weiteres hervorgeht. Die $SScc$ -Pflanzen dieses Bestandes ergaben nämlich das Mittel 6,61 mm, das vom Mittel des *Spelta*-Eltern nicht viel abweicht, und die $ssCC$ -Pflanzen das Mittel 1,96 mm, das sich dem Mittel des *compactum*-Eltern in hohem Grade nähert. Dass die Eltern sich jedoch auch betreffs anderer auf den Ährchenabstand wirkender Gene unterschieden, erhellt aus dem Vorkommen abweichender Typen in F_2 — F_3 .

Die Spaltungen des F_2 -Bestandes 527 und der F_3 -Bestände 73 und 147, in denen eine sichere Trennung der SS -, Ss - und ss -Individuen ausgeführt werden konnte, zeigen, dass der Ährchenabstand der SS -Pflanzen im allgemeinen ungefähr 2 mm grösser war als derjenige der ss -Pflanzen. Aus der detaillierten Übersicht der Spaltung des F_2 -Bestandes 527 ist zu ersehen, dass die Differenz der betreffenden Gruppen prinzipiell gleich war, einerlei ob es sich um CC -, Cc - oder cc -Typen handelte. Gleichzeitig geht aber aus der erwähnten Über-

sieht hervor, dass der Ährchenabstand der *CC*-Pflanzen beträchtlich kürzer war als derjenige der *cc*-Pflanzen, einerlei ob das Gen *S* fehlte oder vorkam. In derselben Richtung sprechen die F_3 -Bestände 163, 59, 61 und 121, in denen allerdings eine gegenseitige Trennung der *CC*- und der *Cc*-Individuen nicht möglich war, wohl aber eine Abgrenzung der *cc*-Individuen von den übrigen. Die F_2 -Zahlen deuten darauf hin, dass die homozygotische Wirkung des Gens *C* überhaupt ebenso gross war wie diejenige des Gens *S*; darauf dürfte es z. B. beruhen, dass der Ährchenabstand der *SSCC*-Pflanzen demjenigen der *sscc*-Pflanzen sehr ähnlich war.

Aus dem Umstande, dass die *Ss*-Individuen der F_3 -Bestände 73 und 147, die in bezug auf *C* homozygotisch waren, sich den *ss*-Individuen näherten, während *Ss*-Pflanzen bei Fehlen von *C* nach der anderen Seite tendierten, schliesse ich, dass das heterozygotische *S* einen weniger starken Einfluss ausübt, wenn *C* doppelt vorkommt, als wenn es fehlt.

ÄHRCHENZAHL.

Sowohl der F_2 -Bestand 527 wie die F_3 -Bestände 73 und 147 zeigen, dass die Ährchenzahl der *SS*-Pflanzen erheblich kleiner war als diejenige der *ss*-Pflanzen; in F_2 war der Unterschied ungefähr 2, in den betreffenden F_3 -Beständen kleiner. Eine Differenz bezüglich der Ährchenzahl kam augenscheinlich sowohl bei Pflanzen ohne *C* wie bei solchen mit *C* vor.

Die Spaltung des erwähnten F_2 -Bestandes lehrt ferner, dass die Ährchenzahl der *CC*-Individuen wesentlich grösser war als diejenige der *cc*-Individuen. Ein derartiger Einfluss des Gens *C* auf die Ährchenzahl ist auch aus den Spaltungen der F_3 -Bestände 163, 59, 61 und 121 zu ersehen. Verschiedene Tatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass die Wirkung des Gens *C* überhaupt ebenso gross war wie diejenige des Gens *S*.

Von Interesse ist ferner die Tatsache, dass die *Ss*-Individuen der F_3 -Bestände 73 und 147 sich den *ss*-Individuen in frappanter Weise näherten, was zweifellos darauf beruhte, dass das einfache *S* bei Vorhandensein des doppelten *C* relativ schwach wirkte.

VULGARE × *TURGIDUM*.

(Tab. 15—22).

Die beiden Kreuzungen ergaben prinzipiell übereinstimmende Resultate. Unterschiede wurden aber bedingt durch die verschiedene

Ährendichte und Ährenzahl der *vulgare*-Eltern (Nr. 1 bzw. Nr. 2). Ferner ist zu bemerken, dass die Nachkommen (zunächst F_2) der zweiten Kreuzung (mit Nr. 2) überhaupt schlechter entwickelt waren als diejenigen der ersten (mit Nr. 1). Die Mutterpflanzen der F_3 -Nachkommenschaften wurden in der ersten Kreuzung aus 3 F_2 -Beständen (Nr. 2725, 2727 und 2728), in der zweiten Kreuzung aus einem einzigen F_2 -Bestande (Nr. 2739) gewählt.

F_1 war frappant kräftig, die Ähren hatten einen intermediären Habitus. F_2 spaltete in verschiedene Typen von *turgidum*, *durum*, *vulgare* und *speltoides* und in allerlei Zwischenformen. Eine vollständige Gruppierung der Pflanzen konnte nicht durchgeführt werden; ich will indessen mitteilen, dass die ausgeprägten *speltoides*-Individuen ungefähr 10 % der Pflanzen ausmachten. Die *durum*-Gruppe ist mit der *turgidum*-Gruppe nahe verwandt, das Auftreten der *durum*-Typen bietet deshalb nichts auffallendes. Eigenartiger erscheint das Vorkommen der *speltoides*-Typen, die aber als rezessive Abspaltungsprodukte aufgefasst werden müssen. Formen mit besonders schmalen Klappen wurden bei verschiedenen Typen beobachtet. In F_3 wurde Konstanz von allen erwähnten Haupttypen erreicht, ausserdem wurden verschiedenartige Spaltungen festgestellt, z. B. von *vulgare* bis *speltoides*, wobei die Anzahl der letzteren etwa 20—30 % der ganzen Individuenzahl betrug. Das in den Tabellen erwähnte *lanceolatum* (Nr. 680) ist ein zunächst an *vulgare* erinnernder Typus mit sehr schmalen Klappen.

ÄHRCHENABSTAND.

In F_1 scheint ausgeprägte Dominanz des grösseren Ährchenabstandes vorzuliegen, bei der Beurteilung dieser Sache muss indessen der kräftige Wuchs der F_1 -Pflanzen berücksichtigt werden. Bezüglich der F_2 -Generation ist hervorzuheben, dass einerseits niedrigere Zahlen als bei dem *turgidum*-Elter, andererseits höhere Zahlen als bei den *vulgare*-Eltern vorkamen. Bei den niedrigen Zahlen handelte es sich speziell um sehr dichtährige *turgidum*-Formen, für welche die Bezeichnung *contractum* verwendet werden könnte. Die besonders hohen Zahlen gehörten zu homo- und heterozygotischen *speltoides*-Formen. Dass das F_2 -Mittel der zweiten Kreuzung kleiner ist als dasjenige der ersten, was *a priori* nicht zu erwarten wäre, da der *vulgare*-Elter der zweiten Kreuzung lockerähriger war, hängt zweifellos von der schlech-

ten Entwicklung besonders vieler Individuen der zweiten Kreuzung ab. In F_3 waren die Ährchenabstände bei *turgidum* und *durum* überhaupt relativ klein, bei *speltoides* dagegen relativ gross, während *vulgare* eine vermittelnde Stellung einnahm. Betreffs der in *vulgare* bis *speltoides* spaltenden Bestände mag erwähnt werden, dass das Mittel der *speltoides*-Individuen wesentlich grösser war als dasjenige sämtlicher Pflanzen der betreffenden Bestände.

ÄHRCHENZAHL.

Die relativ niedrigen Mittel der F_2 -Generation sind wohl vor allem der kümmerlichen Ausbildung vieler Individuen zuzuschreiben. In F_3 kamen bei *turgidum* und *durum* besonders grosse, bei *vulgare* und *speltoides* im ganzen niedrigere Ährchenzahlen vor. In den *vulgare*—*speltoides*-Beständen hatten die *speltoides*-Individuen überhaupt relativ niedrige Ährchenzahlen.

VULGARE × *DICOCCUM*.

(Tab. 23—26).

F_1 war auffallend wüchsig, im Habitus der Ähren an beide Eltern erinnernd. F_2 spaltete in verschiedene Typen von *dicoccum*, *Spelta* und *vulgare* nebst allerlei Zwischenformen. Von besonderem Interesse sind natürlich die *Spelta*-Typen, die durch Kombination eines bei *dicoccum* vorhandenen *Spelta*-Gens mit dem Gen des *vulgare*-Habitus entstanden sein dürften. Besonders erwähnenswert sind ausserdem *vulgare*-ähnliche Formen mit stark abgeplatteten Ähren und gedrängten Ährchen; ich bezeichne diese Formen mit dem Namen *compressum*. In F_3 wurden konstante Bestände von allen erwähnten Typen, auch von *compressum*, erzielt; ferner wurden verschiedene Typen von Spaltung festgestellt. Unter den Spaltungen sind zwei Gruppen besonders zu erwähnen. Die eine Gruppe umfasst Bestände, die in *dicoccum* bis *compressum*, die andere solche, die in *Spelta* bis *vulgare* spalteten. Die Gruppierung der Pflanzen war in der ersten Gruppe schwer durchzuführen, da die extremen Typen durch mehr oder weniger *durum*-ähnliche Zwischenformen kontinuierlich verbunden waren; indessen schien es, als ob die *compressum*-Individuen ungefähr ein Viertel der Pflanzen ausmachten. In den *Spelta*—*vulgare*-Beständen betrug die Zahl der *vulgare*-Individuen etwa ein Viertel der Gesamtzahl.

ÄHRCHENABSTAND.

Der grosse Ährchenabstand der F_1 -Generation beruht zweifellos vor allem auf die Wüchsigkeit derselben. Die Variation der F_2 -Generation überschritt nach unten diejenige des *dicoccum*-Elters, nach oben diejenige des *vulgare*-Elters. Die niedrigsten Zahlen gehörten zu *compressum*-Individuen, die höchsten zu homo- und heterozygotischen *Spelta*-Pflanzen. In F_3 zeichneten sich zwei *dicoccum*-Nachkommenschaften durch besonders dichte Ähren aus, während eine derartige Nachkommenschaft überhaupt etwas lockerere Ähren hatte — *subdicoccum* (vgl. die entsprechenden F_2 -Individuen). Besonders lockere Ähren kamen bei den *Spelta*-Nachkommenschaften vor, während die *vulgare*-Nachkommenschaften verhältnismässig dichte Ährentypen vertraten. In den *dicoccum*—*compressum*-Beständen befanden sich die dichtährigsten Individuen unter den *compressum*-Pflanzen; in den *Spelta*—*vulgare*-Beständen war das Mittel der *vulgare*-Pflanzen erheblich niedriger als dasjenige sämtlicher Pflanzen der betreffenden Bestände.

ÄHRCHENZAHL.

Das relativ niedrige Mittel der F_2 -Generation ist besonders der schlechten Entwicklung vieler Individuen zuzuschreiben. In bezug auf F_3 ist hervorzuheben, dass die beiden besonders dichtährigen *dicoccum*-Nachkommenschaften eine relativ hohe Ährchenzahl haben, während diese bei derjenigen Nachkommenschaft, deren Ähren weniger dicht waren, niedriger ist. Ausserdem mag bemerkt werden, dass die Ährchenzahlen der *Spelta*-Nachkommenschaften relativ niedrig sind, und dass diejenige der *vulgare*-Nachkommenschaften eine Reihe bilden, die die dichtährigen *dicoccum*-Typen mit den lockerährigen *Spelta*-Typen verbindet. In den *dicoccum*—*compressum*-Beständen konnte in bezug auf die Ährchenzahl der verschiedenen Typen kein sicherer Unterschied festgestellt werden; in den *Spelta*—*vulgare*-Beständen war das Mittel der *vulgare*-Pflanzen wesentlich höher als dasjenige sämtlicher Pflanzen der betreffenden Bestände.

SUMMARY.

The author gives a detailed account of his studies on internode-length of spikes and number of spikelets in certain *Triticum* crosses,

viz. one cross between *vulgare* and *Spelta*, reciprocal crosses between *compactum* and *Spelta*, two crosses between *vulgare* and *turgidum* and one cross between *vulgare* and *dicoccum*. Three generations were analysed. The total number of plants was about 15000. The text contains a discussion of the general results.

In the cross of *vulgare* \times *Spelta* (tables 1—10) the following facts were established. The *Spelta*-plants had a greater internode-length and a smaller number of spikelets than the corresponding *vulgare* plants, the difference being in the former case about 2 mm, in the latter approximatively 2. The heterozygotes were intermediate in both respects, yet with some tendency to the internode-length of *Spelta* and to the number of spikelets of *vulgare*. The negative correlation between internode-length and number of spikelets found in the F_2 as a whole could not be stated in the separate groups.

The reciprocal crosses of *compactum* \times *Spelta* (tables 11—14) gave rise to four groups of homozygotic types, viz. *compactum*, *Spelta*, *vulgare* and *compacto-Spelta* — a quite new group — as well as to different kinds of heterozygotes. The results obtained for *Spelta* and *vulgare* resembled those gained through the above cross, the *Spelta* gene obviously causing an increase in the internode-length and a decrease in the number of spikelets. The *compactum* gene is shown to act in an opposite manner, for *compactum* types had a smaller internode-length and a larger number of spikelets than the corresponding *vulgare* types. The *Spelta* gene behaved in a similar manner in the presence and in the absence of the *compactum* gene, and equally this gene had the same effect when the *Spelta* gene was present as when it was absent. The homozygotic influence of the *compactum* gene seemed to be about as large as that of the *Spelta* gene, thus the types of *compacto-Spelta* resembled the corresponding *vulgare* types as to internode-length and number of spikelets. The heterozygotic effect of the *Spelta* gene was rather small in progenies homozygotic as to the *compactum* gene.

In the crosses of *vulgare* \times *turgidum* (tables 15—22) the following groups of homozygotic types were obtained, viz. *turgidum*, *durum*, *vulgare* and *speltoides*. As the group of *durum* is closely related to that of *turgidum* the occurrence of the *durum* types is not peculiar. More remarkable are the *speltoides* types which are to be regarded as recessive products of the genetic combination. Some forms had very narrow outer glumes; such types resembling *vulgare* in other respects are called *lanceolatum*. The internode-length was rather small in

turgidum and *durum*, especially small in some *turgidum* types (*contractum*); it was greater in *vulgare* and still greater in *speltoides*. On the contrary, the number of spikelets was, in general, large in *turgidum* and *durum*, smaller in *vulgare* and particularly small in *speltoides*.

Concerning the cross of *vulgare* \times *dicoccum* (tables 23—26) the occurrence of *Spelta* types besides the types of *dicoccum* and *vulgare* is noticed. The *Spelta* types were probably formed through the combination of a *Spelta* gene coming from the *dicoccum* parent and the *vulgare* gene belonging to the other parent. Some forms resembling *vulgare* had very flat and dense spikes; they are called *compressum*. The internode-length of *dicoccum* was in general small, sometimes however greater — *subdicoccum* (in these plants the outer glumes were also larger). In *Spelta* the internode-length was mostly great, whereas the *vulgare* progenies formed a series connecting the other groups. The number of spikelets was rather large in *dicoccum*, yet reduced in laxer forms, smaller in *vulgare* and still smaller in *Spelta*.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KAJANUS, B. 1923. Genetische Untersuchungen an Weizen. Bibl. Gen. Bd. V. Leipzig.
 2. MALINOWSKI, E. 1914. Les hybrides du Froment. Bull. de l'Acad. des Sci. de Cracovie. Krakow.
 3. — 1916. Über die durch Kreuzung hervorgerufene Vielförmigkeit beim Weizen. Comptes Rendus de la Soc. des Sci. de Varsovie. IX Année. Warszawa.
 4. — 1918. Études sur les hybrides du Froment. Trav. de la Soc. des Sci. de Varsovie. No. 30. Warszawa.
 5. NILSSON-EHLE, H. 1911. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Afd. 2. Bd. 7. Nr. 6. Lund.
 6. PARKER, W. H. 1914. Lax and dense-eared wheats. Journ. of Agric. Sci. Vol. VI. Cambridge.
-

[illegible]

Noch Tabelle 2.

F ₂		F ₃																	
Nr. der Pflanzen	Ährenabstand	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen												Summe	Mittel		
				2,1—2,5	2,6—3,0	3,1—3,5	3,6—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0	5,1—5,5	5,6—6,0	6,1—6,5	6,6—7,0	7,1—7,5	7,6—8,0			8,1—8,5	8,6—9,0
30	—	449	Spelta bis vulgare	—	1	5	5	6	13	15	1	—	—	—	—	—	—	46	4,60
32	—	451		—	1	6	1	3	4	8	4	—	—	—	—	—	—	27	4,60
33	—	452		—	5	6	8	16	9	6	—	—	—	—	—	—	—	50	4,16
34	—	453		—	—	1	4	4	7	7	3	7	4	—	—	—	—	37	5,27
36	—	455		—	2	—	—	—	—	1	—	2	2	6	1	3	—	17	(6,24)
37	—	456		—	—	—	2	3	5	10	3	2	—	—	—	—	—	25	5,10
40	—	459		—	—	3	1	7	5	10	2	8	—	—	—	—	—	36	5,08
43	—	462		—	—	1	1	5	4	3	4	—	3	—	—	—	—	21	5,11
47	5,7	466		—	—	1	7	5	13	24	10	3	3	—	—	—	—	66	5,13
51	5,8	470		—	—	—	—	1	9	20	12	5	—	—	3	—	—	50	5,53
52	6,5	471		—	—	—	—	1	9	20	12	9	3	1	—	—	—	64	5,01
53	5,2	472		—	—	1	8	11	19	19	3	—	—	—	—	—	—	70	4,53
55	4,5	474		—	—	1	6	4	15	5	10	8	1	—	—	—	—	50	4,64
56	6,0	475		—	—	1	7	12	20	22	12	4	1	—	—	—	—	79	4,51
57	5,1	476		—	2	2	6	9	16	26	13	3	2	—	—	—	—	79	4,52
60	5,7	479		—	—	1	6	6	15	15	15	7	2	—	—	—	—	67	4,70
61	5,8	480		—	—	4	9	5	11	10	9	3	—	—	—	—	—	51	4,32
62	5,0	481		—	—	—	4	8	16	18	11	5	1	—	—	—	—	63	4,64
63	4,5	482		—	—	1	4	7	11	18	9	4	3	—	—	—	—	57	5,17
64	4,2	483		—	—	—	1	1	2	17	9	6	2	2	—	—	—	39	5,20
66	5,4	485		—	1	2	4	3	5	3	8	5	2	1	—	—	—	34	4,68
67	5,0	486		—	—	1	3	12	20	23	7	2	—	—	—	—	—	68	4,46
69	—	488		—	—	—	—	6	4	4	4	4	—	—	—	—	—	22	4,71
71	—	490		—	—	—	3	3	4	8	2	2	—	—	—	—	—	22	4,50
72	—	491		—	—	1	1	1	2	6	7	2	2	3	—	—	—	25	(5,16)
73	—	492		—	—	—	1	4	6	14	5	5	4	1	—	—	—	40	4,98
75	—	494		—	—	—	—	2	1	—	1	—	—	1	—	—	—	5	(4,80)
76	—	495		—	—	—	—	—	1	4	5	—	—	—	—	—	—	17	4,83

79	5,0	498	1	3	6	9	21	9	6	1	—	—	—	—	—	56	5,21
81	5,4	500	1	3	8	8	9	14	7	2	—	—	—	—	—	53	5,32
82	4,5	501	1	4	7	12	8	5	2	—	—	—	—	—	—	39	4,88
83	4,8	502	1	5	9	18	12	6	4	—	—	—	—	—	—	55	4,93
84	5,6	503	1	5	10	17	11	3	—	—	—	—	—	—	—	49	4,67
85	5,9	504	2	5	5	5	13	13	7	1	—	—	—	—	—	47	5,35
86	5,2	505	1	2	7	10	11	5	3	1	—	—	—	—	—	43	4,89
88	5,7	507	3	1	—	—	1	6	6	3	2	—	—	—	—	19	(6,12)
95	5,0	514	1	5	6	5	5	7	—	—	—	—	—	—	—	34	4,51
99	5,2	518	6	8	21	16	10	8	2	—	—	—	—	—	—	73	4,59
100	5,4	519	4	4	2	11	13	7	3	—	—	—	—	—	—	45	5,01
101	5,6	520	9	4	19	17	9	2	—	—	—	—	—	—	—	62	4,40
102	5,4	521	4	7	11	8	15	10	6	3	—	—	—	—	—	67	4,92
103	5,5	522	5	9	10	19	17	4	4	—	—	—	—	—	—	72	4,65
104	5,3	523	1	4	7	20	8	1	—	—	—	—	—	—	—	51	4,42
106	6,1	525	7	4	21	13	7	7	2	—	—	—	—	—	—	70	4,38
109	5,3	528	3	5	6	11	5	8	1	—	—	—	—	—	—	39	4,79
112	4,5	531	1	3	3	7	3	1	1	—	—	—	—	—	—	30	3,98
113	5,4	532	—	2	2	3	5	7	5	3	1	—	—	—	—	29	5,68
114	5,8	533	2	7	4	3	15	8	6	4	—	—	—	—	—	49	5,22
115	5,3	534	1	1	1	9	6	7	5	3	—	—	—	—	—	33	5,42
117	—	536	3	3	1	7	5	3	—	—	—	—	—	—	—	22	4,69
118	—	537	—	1	—	6	4	2	1	1	—	—	—	—	—	16	(5,08)
119	5,1	538	—	1	3	3	3	3	2	1	—	—	—	—	—	16	5,24
120	—	539	2	1	1	5	3	2	4	1	—	—	—	—	—	19	5,17
121	—	540	—	1	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	4	(6,18)
123	4,6	542	5	14	28	17	9	2	—	—	—	—	—	—	—	76	4,39
125	5,7	544	1	6	12	13	7	4	2	—	—	—	—	—	—	49	4,61
126	5,4	545	1	4	8	8	11	6	7	1	—	—	—	—	—	46	5,12
128	4,5	547	3	18	16	10	3	—	—	—	—	—	—	—	—	67	3,82
129	4,5	548	1	6	9	10	5	3	—	—	—	—	—	—	—	39	4,38
130	4,4	549	6	4	2	3	9	3	4	2	—	—	—	—	—	36	4,73
131	5,5	550	3	4	6	13	8	15	4	4	1	—	—	—	—	62	5,07
132	3,9	551	—	—	—	4	7	3	—	—	—	—	—	—	—	18	5,05
133	6,1	552	1	2	10	7	14	14	1	3	—	—	—	—	—	55	5,25

*Speltabis
vulgaris*

568	3,3	149	17	(4,01)
569	2,8	150	47	3,08
570	4,2	151	81	3,51
571	4,2	152	65	3,92
572	4,0	153	64	3,32
573	3,8	154	69	3,58
574	4,0	155	50	3,76
575	3,9	156	54	3,53
576	3,9	157	74	3,57
577	3,9	158	68	3,90
578	3,9	159	60	3,44
580	2,6	161	26	2,84
581	3,0	162	19	3,59
582	2,9	163	21	3,53
583	3,9	164	40	4,04
584	4,3	165	49	4,09
585	2,7	166	28	3,05
586	3,5	167	18	4,69
588	3,6	169	73	3,40
589	3,1	170	60	3,02
590	4,0	171	61	3,89
591	3,1	172	48	4,07
592	3,2	173	57	3,23
593	3,5	174	48	3,94
594	3,4	175	15	3,40
595	3,7	176	23	4,37
596	2,8	177	14	(4,01)
597	3,1	178	27	4,89
598	3,2	179	16	3,80
599	—	180	13	5,03
600	3,8	181	60	4,23
601	3,9	182	40	4,63
602	3,1	183	35	3,70
603	—	184	32	4,30
604	4,0	185	29	3,94

vulgare

Noch Tabelle 2.

F_2		F_3																	
Nr. der Pflanzen	Ährenabstand	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen												Summe	Mittel		
				2,1—2,5	2,6—3,0	3,1—3,5	3,6—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0	5,1—5,5	5,6—6,0	6,1—6,5	6,6—7,0	7,1—7,5	7,6—8,0			8,1—8,5	8,6—9,0
187	3,6	606	vulgare	7	10	20	12	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51	3,22
190	4,5	609		—	1	9	23	17	5	—	—	—	—	—	—	—	—	55	3,95
191	2,6	610		2	21	12	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41	3,08
192	3,6	611		—	—	—	—	—	—	1	3	3	—	—	—	—	—	7	(5,94)
		zusammen	Spella	—	—	1	22	129	348	435	299	175	82	47	5	2	—	1545	5,44
			Sp. bis vulg.	17	146	288	415	717	955	907	521	226	98	20	10	—	1	4321	4,81
			vulgare	55	339	612	720	485	262	96	23	7	1	—	—	—	—	2600	3,80
		insgesamt		72	485	901	1157	1331	1565	1438	843	408	181	67	15	2	1	8466	4,62

TABELLE 3. F_3 -Bestände der Kreuzung vulgare (1) \times Spella. Mittel der Ährenabstände in mm.

Typus der Bestände	2,50	3,00	3,50	4,00	4,50	5,00	5,50	6,00	6,50	7,00	Summe	Gesamt- mittel
<i>Spella</i>	—	—	—	—	—	4	15	10	5	3	37	5,59
<i>Spella bis vulgare</i>	—	—	—	2	16	36	32	2	—	—	88	4,84
<i>vulgare</i>	1	13	22	11	5	2	—	—	—	—	54	3,86
Summe	1	13	24	27	45	49	12	5	3	179	4,70	

27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100																										
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
1	2	3	4																																																																																																

[illegible]

Spella
bis
vulgare

[illegible]

vilgare

Noch Tabelle 5.

F_2		F_3																											
Nr. der Pflan- zen	Ähr- chen- zahl	Nr. der Be- stände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen																								Summe	Mittel
				10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29						
190	20	609	vulgare	—	—	1	—	—	—	3	4	11	8	6	8	7	4	2	1	—	—	—	—	—	55	19,73			
191	21	610		—	—	1	1	—	1	1	1	2	4	6	10	6	5	2	—	1	—	—	—	—	41	20,39			
192	17	611		—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	7	(19,00)			
		zu- sam- men	Spella	—	1	6	12	18	50	61	114	192	211	261	252	189	118	40	18	2	—	—	—	—	1545	19,72			
			Sp.bisvulg.	1	3	3	15	31	63	126	217	329	473	590	649	647	522	359	213	66	12	1	1	1	4321	20,81			
			vulgare	—	—	6	6	6	13	31	66	124	194	312	361	481	420	325	165	76	10	4	—	—	2600	21,66			
		insgesamt		1	4	15	33	55	126	218	397	645	878	1163	1262	1317	1060	724	396	144	22	5	1	1	8466	20,88			

TABELLE 6. F_3 -Bestände der Kreuzung vulgare (1) \times Spella. Mittel der Ährchenzahlen.

Typus der Be- stände	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Summe	Gesamt- mittel
Spella	3	—	3	5	10	9	6	1	—	—	—	37	19,53
Sp. bis vulg.	—	2	3	7	14	21	19	15	6	1	—	88	20,80
vulgare	—	—	1	2	4	10	15	16	5	1	—	54	21,52
Summe	3	2	7	14	28	40	40	32	11	2	—	179	20,75

TABELLE 7. F_3 der Kreuzung vulgare (1) \times Spelta. Spelta-Bestände. Beziehung Ährchenabstand—Ährchenzahl auf Grundlage der betreffenden Mittel.

Mittel	15	16	17	18	19	20	21	22	23	Summe	Gesamt- mittel
4,50	—	—	—	—	1	1	—	2	—	4	20,25
5,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5,50	1	—	1	1	8	2	2	—	—	15	19,43
6,00	1	—	2	1	1	5	—	—	—	10	19,10
6,50	1	—	—	1	—	1	1	1	1	5	19,70
7,00	—	—	—	—	1	—	1	—	—	3	20,17
Summe	3	—	3	5	10	9	6	1	1	37	19,53
Gesamt- mittel	5,75	—	5,58	5,75	5,25	5,81	5,50	6,25	—	5,59	—

TABELLE 8. F_3 der Kreuzung vulgare (1) \times Spelta. Spaltungsbestände. Beziehung
Ährenabstand—Ährenzahl auf Grundlage der betreffenden Mittel.

Mittel	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Summe	Gesamt- mittel
3,50	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	2	22,00
4,00	—	—	—	2	6	3	2	1	—	—	16	20,75
4,50	1	1	2	8	7	8	6	3	—	—	36	20,78
5,00	1	1	3	4	7	7	6	2	1	—	32	20,88
5,50	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	2	19,00
6,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe	2	3	7	14	21	19	15	6	1	—	88	20,80
Gesamt- mittel	5,00	5,25	4,82	4,82	4,82	4,80	4,82	4,83	5,25	—	4,84	—

TABELLE 9. F_3 der Kreuzung *vulgare* (1) \times *Spelta*. *Vulgare*-Bestände. *Beziehung Ährchenabstand*
— Ährchenzahl auf Grundlage der betreffenden Mittel.

Mittel	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Summe	Gesamt- mittel
2,50	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	22,50
3,00	—	—	—	—	3	8	2	—	—	13	21,42
3,50	—	—	1	2	4	3	8	3	1	22	21,77
4,00	1	—	—	1	1	3	3	2	—	11	21,50
4,50	—	—	—	1	1	1	2	—	—	5	21,30
5,00	—	—	1	—	1	—	—	—	—	2	19,50
5,50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe	1	2	4	4	10	15	16	5	1	54	21,52
Gesamt- mittel	4,25	4,50	4,13	3,90	3,65	3,84	3,95	3,75	—	3,86	—

TABELLE 10. F_3 der Kreuzung vulgare (1) \times Spelta. Sämtliche Bestände. Beziehung Ährenabstand
— Ährenzahl auf Grundlage der betreffenden Mittel.

Mittel	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Summe	Gesamt- mittel
2,50	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	22,50
3,00	—	—	—	—	—	3	8	2	—	—	—	13	21,42
3,50	—	—	—	1	2	4	4	9	3	1	—	24	21,79
4,00	—	—	—	1	2	3	7	6	5	3	—	27	21,06
4,50	—	1	1	3	10	8	11	8	3	3	—	45	20,79
5,00	1	1	2	5	12	10	9	6	2	2	1	49	20,38
5,50	1	—	3	1	1	6	—	—	—	—	—	12	19,08
6,00	1	—	—	1	—	1	1	1	1	—	—	5	19,70
6,50	—	—	—	1	—	1	1	1	—	—	—	3	20,17
7,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe	3	2	7	14	28	40	40	40	32	11	2	179	20,75
Gesamt- mittel	5,25	5,00	5,25	5,11	4,88	4,81	4,48	4,38	4,13	4,13	1,50	4,70	—

TABELLE 11. Reziproke Kreuzungen *compactum* \times *Spelta*. Ährchenabstand in mm bei Eltern, F_1 , F_2 und den unterscheidbaren Gruppen gewisser F_2 -Nachkommenschaften.

Generation	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen																			Summe	Mittel
P	{ 792-14 795 14	compactum Spelta	1,1-1,5	1,6-2,0	2,1-2,5	2,6-3,0	3,1-3,5	3,6-4,0	4,1-4,5	4,6-5,0	5,1-5,5	5,6-6,0	6,1-6,5	6,6-7,0	7,1-7,5	7,6-8,0	8,1-8,5	8,6-9,0	9,1-9,5	9,6-10,0	30 1,85 30 6,47		
			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	
F ₁	{ comp. × Sp. Sp. × comp. 605-16 606-16 zusammen	Ss Cc	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 3,90 10 3,80		
			—	—	—	—	1	8	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20 3,85		
F ₂	{ compactum × Spelta 523-17 524-17 525-17 526-17 zusammen	compacto-Spelta bis Spelta bis compactum bis vulgare	—	1	10	6	9	9	7	5	4	6	1	2	3	3	1	1	—	—	68 4,38 73 3,96 69 3,89 33 4,03		
			—	1	14	11	8	10	9	2	4	1	9	2	2	—	—	—	—	—	—	243 4,07	
F ₂	{ Spelta × compactum 527-17 528-17 529-17 zusammen	compactum bis Spelta bis compactum bis vulgare	—	5	19	20	16	9	10	11	7	5	8	5	2	1	2	—	—	—	173 3,93 120 4,01 91 3,62		
			—	5	17	19	4	19	7	7	2	4	4	3	—	—	—	—	—	—	—	384 3,88	
F ₂	{ insgesamt 527-17	SS Ss ss	—	28	101	104	75	71	57	37	36	34	34	23	15	6	4	2	—	—	627 3,95		
			—	—	—	—	2	4	8	8	9	6	—	4	1	2	—	—	—	—	—	45 5,25 82 3,92 44 2,61	

F_2		F_3																				
Nr. der Pflanzen	Ährchenabstand	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen													Summe	Mittel				
				1,1—1,5	1,6—2,0	2,1—2,5	2,6—3,0	3,1—3,5	3,6—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0	5,1—5,5	5,6—6,0	6,1—6,5	7,1—7,5	7,6—8,0	8,1—8,5	9,1—9,5	9,6—10,0			
29	4,2	29	compacto-Spelta	—	—	—	2	17	35	7	1	1	—	—	—	—	—	—	—	63	3,73	
54	4,0	54		—	—	—	—	24	14	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40	3,53	
81	4,6	81		—	—	—	—	3	21	41	11	1	—	—	—	—	—	—	—	77	4,21	
82	3,8	82		—	—	—	5	31	13	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	53	3,45	
154	3,9	154		—	—	—	—	16	27	13	3	1	—	—	—	—	—	—	—	60	3,85	
10	5,1	10	compacto-Spelta bis Spelta	—	—	—	4	4	16	15	3	2	2	1	—	—	—	—	—	47	4,10	
11	4,6	11		—	—	—	4	13	21	15	5	6	3	2	—	1	—	—	—	70	4,17	
52	5,2	52		—	—	—	2	13	15	15	11	4	8	6	3	1	—	—	—	78	4,57	
75	4,7	75		—	—	—	4	5	8	24	7	4	9	10	5	1	1	—	—	78	4,88	
78	4,7	78		—	—	—	8	17	20	11	4	8	3	—	1	—	—	—	—	72	3,99	
79	5,6	79	Spelta	—	—	—	2	3	12	13	11	11	5	3	6	4	2	—	—	72	5,02	
91	5,6	91		—	—	—	—	3	10	8	11	4	5	1	—	—	—	—	—	42	4,56	
93	4,1	93		—	—	—	7	11	9	2	4	8	4	—	—	—	—	—	—	45	4,08	
163	4,5	163		—	—	—	1	5	6	8	3	—	—	9	2	1	—	—	—	35	4,81	
1	5,4	1	Spelta	—	—	—	—	—	—	3	1	8	4	6	2	5	1	3	—	33	6,18	
3	8,6	3		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	11	5	5	30	8,72
9	5,6	9		—	—	—	—	—	3	6	9	10	2	1	—	2	—	—	—	—	33	5,03
27	6,8	27		—	—	—	—	—	1	3	7	20	17	3	2	1	—	—	—	—	54	5,46
28	6,9	28		—	—	—	—	—	—	—	2	2	9	5	9	4	—	—	—	—	31	6,27
74	6,9	74		—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	24	23	17	8	1	—	—	76	6,84
109	4,3	109		—	—	—	—	—	—	3	13	13	4	1	1	—	—	—	—	—	35	5,16
110	7,8	110		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6	6	5	2	1	2	23	7,56
115	7,8	115		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	12	16	5	3	42	7,75

TABELLE 13. Reziproke Kreuzungen *compactum* \times *Spelta*. Ährenzahl bei den in Tab. 11 angeführten Pflanzen.

[illegible]

Generation	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen																Summe	Mittel
			11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		
P	792—14	<i>compactum</i> <i>Spelta</i>	—	—	—	—	—	—	1	3	5	7	5	2	6	1	—	—	30	20,57
	795—14		—	2	1	1	3	—	3	7	8	5	—	—	—	—	—	—	30	17,50
F_1	605—16	<i>Ss Cc</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	3	1	—	—	10	22,20
	606—16		—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	4	—	—	1	1	—	10	21,30
	zusammen		—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	7	3	3	2	1	—	20	21,55
F_2	523—17	<i>compacto-Spelta</i> bis <i>Spelta</i> bis <i>compactum</i> bis <i>vilgare</i>	—	—	7	5	2	10	12	12	9	10	1	—	—	—	—	—	68	17,10
	524—17		—	—	—	1	6	7	12	16	16	6	3	—	—	—	—	—	73	17,14
	525—17		—	—	1	1	4	3	9	3	16	16	11	4	1	—	—	—	69	17,96
	526—17		—	—	—	—	2	3	1	8	10	5	2	2	—	—	—	—	33	18,64
	zusammen		—	1	9	15	14	34	32	52	41	32	10	3	—	—	—	—	243	17,56

Noch Tabelle 13.

Generation	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen																Summe	Mittel
			11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		
$\left\{ \begin{array}{l} Spelta \times \\ compactum \end{array} \right\}$ F_2	527-17	$\left\{ \begin{array}{l} compacto-Spelta \text{ bis} \\ Spelta \text{ bis } compac- \\ tum \text{ bis } vulgare \end{array} \right\}$	—	—	3	4	4	12	16	29	36	29	31	9	3	1	—	—	173	18,04
	528-17		—	—	—	1	3	7	12	19	21	24	24	5	4	—	—	—	120	19,18
	529-17		—	—	—	2	4	9	9	20	16	17	6	8	—	—	—	—	91	18,58
	zusammen		—	—	3	7	19	32	50	75	66	72	39	16	5	—	—	—	384	18,53
	insgesamt		—	1	12	22	33	66	82	127	107	104	49	19	5	—	—	—	627	18,15
F_2	527-17	SS	—	—	2	2	5	2	9	9	11	3	2	—	—	—	—	—	45	17,49
		Ss	—	—	1	1	7	10	17	20	11	13	2	—	—	—	—	—	82	17,71
		ss	—	—	—	—	—	3	3	7	7	15	5	3	1	—	—	—	44	19,36
	527-17	SS CC	—	—	—	1	2	—	—	3	2	—	2	—	—	—	—	—	10	17,80
		SS Cc	—	—	1	—	2	1	9	1	5	3	—	—	—	—	—	—	22	17,50
		SS cc	—	—	1	1	1	1	—	5	4	—	—	—	—	—	—	—	13	17,23
		Ss CC	—	—	—	—	2	—	4	4	1	4	1	—	—	—	—	—	16	18,13
		Ss Cc	—	—	—	1	—	6	9	10	6	8	—	—	—	—	—	—	40	17,93
		Ss cc	—	—	1	—	5	4	4	6	4	1	1	—	—	—	—	—	26	17,12
		ss CC	—	—	—	—	—	—	3	2	5	2	3	1	—	—	—	—	16	20,19
F_3	73-18	ss Cc	—	—	—	—	—	1	3	4	2	8	3	—	—	—	—	21	19,05	
		ss cc	—	—	—	—	—	2	—	—	3	2	—	—	—	—	—	7	18,43	
		SS CC	—	—	—	—	1	1	1	1	5	7	—	—	—	—	—	16	18,81	
F_3	147-18	Ss CC	—	—	—	—	—	3	5	2	4	7	7	5	1	—	—	—	34	19,56
		ss CC	—	—	—	—	—	—	1	—	10	5	5	4	—	—	—	25	20,00	
		SS CC	—	—	—	1	—	3	—	3	4	2	—	—	—	—	—	—	13	17,85
F_3			—	—	—	—	—	2	4	3	9	6	2	2	—	—	—	28	18,96	

TABELLE 14. Kreuzung *Spelta* \times *compactum*. Ährchenzahl bei den in Tab. 12 angeführten Pflanzen.

F_2		F_3																										
Nr. der Pflanzen	Ährchenzahl	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen																							Summe	Mittel
				11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26									
29	21	29	{ <i>compacto-Spelta</i>	—	1	—	—	4	4	14	10	12	9	6	2	1	—	—	—	63	18,33							
54	21	54		—	—	1	4	2	4	3	10	5	7	2	1	1	—	—	—	40	17,90							
81	18	81		—	—	—	—	2	1	5	9	10	24	15	9	2	—	—	—	77	18,77							
82	15	82		—	1	—	—	—	1	3	8	10	12	11	6	—	1	—	—	53	18,64							
154	18	154		—	—	1	4	8	15	17	11	2	1	1	1	—	—	—	—	60	16,58							
10	17	10	{ <i>compacto-Spelta</i> bis <i>Spelta</i>	1	—	—	1	1	5	7	5	8	15	4	—	—	—	—	47	18,40								
11	19	11		1	—	—	2	11	4	15	16	16	3	—	2	—	—	—	70	17,41								

TABELLE 15. Kreuzung *vulgare* (1) \times *turgidum*. Ährenabstand in mm bei Eltern, F_1 und F_2 .

[illegible][illegible]

[illegible]

[illegible]

TABLE 21. *Kreuzung vulgare* (2) \times *turgidum*. Ahrenzahl bei den in Tab. 19 angeführten Pflanzen.

Generation	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen															Summe	Mittel
			11—12	13—14	15—16	17—18	19—20	21—22	23—24	25—26	27—28	29—30	31—32	33—34	35—36	37—38			
P	786—14	<i>vulgare turgidum</i>	—	—	—	—	1	8	15	6	—	—	—	—	—	30	23,23		
	791—14		—	—	—	—	2	4	9	9	5	1	—	—	—	30	24,43		
F ₁	123—12	Heterozygote	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	(25,00)		
F ₂	2738—13	<i>turgidum</i> bis <i>durum</i> bis <i>vulgare</i> bis <i>speltoides</i>	—	2	5	3	18	22	19	12	5	2	—	—	—	88	21,93		
	2739—13		2	—	4	9	12	15	19	11	9	2	1	—	—	84	22,19		
	2740—13		—	—	1	1	4	9	14	5	2	—	—	—	—	36	22,67		
	insgesamt		2	2	10	13	31	46	52	28	16	4	1	—	—	208	22,16		

1. *Arbeitsgemeinschaft für Arbeitswissenschaft (Arbeitswissenschaftliche Arbeitsgemeinschaft, AAW)* 1. und 2. 1970.

1. *Arbeitsgemeinschaft für Arbeitswissenschaft (Arbeitswissenschaftliche Arbeitsgemeinschaft, AAW)* 1. und 2. 1970.

1. *Arbeitsgemeinschaft für Arbeitswissenschaft (Arbeitswissenschaftliche Arbeitsgemeinschaft, AAW)* 1. und 2. 1970.

· Noch Tabelle 24.

F ₂			F ₃																	
Nr. der Bestände	Nr. der Pflanzen	Ähren- ab- stand	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen													Summe	Mittel	
					1,1—1,5	1,6—2,0	2,1—2,5	2,6—3,0	3,1—3,5	3,6—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0	5,1—5,5	5,6—6,0	6,1—6,5	6,6—7,0	7,1—7,5			
2741	29	3,6	760	dicoccum bis compressum	—	2	3	8	5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	22	2,94
»	33	3,6	764		1	2	5	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	2,50
2741	20	6,1	751		Spelta	—	—	—	—	—	—	1	2	6	6	8	2	2	27	5,89
»	21	6,2	752	—		—	—	—	—	—	1	2	4	5	6	1	1	20	5,80	
»	22	6,6	753	—		—	—	—	—	—	—	2	7	13	9	4	2	37	5,96	
2741	1	5,3	732	Spelta bis vulgare		—	—	—	—	2	3	5	10	6	4	4	2	—	37	5,14
»	2	6,4	733			—	—	—	—	—	2	13	6	15	6	6	—	—	48	5,09
»	3	6,0	734		—	—	—	—	—	2	2	2	5	6	2	—	—	19	5,23	
»	17	5,6	748		—	—	—	—	4	6	8	4	3	2	3	—	—	30	4,53	
»	18	5,4	749		—	—	—	—	1	3	4	7	4	4	1	—	—	24	4,81	
»	19	5,7	750		—	—	—	1	1	3	3	5	4	3	2	—	—	22	4,80	
2742	9	6,0	776		—	—	—	1	3	3	7	14	12	6	2	—	—	48	4,84	
»	10	4,7	777		—	—	—	1	6	6	12	6	1	—	—	—	—	32	4,10	
»	11	4,7	778		—	—	—	2	14	23	17	11	6	1	1	—	—	75	4,12	
»	12	4,7	779		—	—	—	2	1	18	15	10	9	7	1	—	—	63	4,51	
»	15	4,7	782	—	—	—	2	5	16	11	9	2	—	—	—	—	45	4,09		
2741	4	4,7	735	vulgare	—	—	—	—	2	5	3	5	1	—	—	—	—	16	4,24	
2742	1	4,6	768		—	—	—	—	9	34	27	9	1	—	—	—	—	80	4,04	
»	2	4,0	769		—	—	—	4	19	9	11	2	2	—	—	—	—	47	3,74	
»	3	4,0	770		—	—	3	1	9	13	12	5	2	1	—	—	—	46	3,93	
»	5	3,2	772		—	—	1	3	8	3	3	1	1	—	—	—	—	20	3,58	
»	6	4,5	773		—	—	—	—	3	6	1	1	—	—	—	—	—	11	3,80	
2743	32	4,4	785		—	—	—	—	4	4	8	3	1	1	—	—	—	21	4,20	

Generation	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen										Summe	Mittel
			11—12	13—14	15—16	17—18	19—20	21—22	23—24	25—26	27—28	29—30		
P	786—14	<i>vulgare dicoccum</i>	—	—	—	—	1	8	15	6	—	—	30	23,23
	796—14		—	—	—	—	5	5	7	8	5	—	30	23,70
F ₁	124—12	Heterozygote	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	(25,00)
F ₂	2741—13	<i>dicoccum</i> bis <i>Spelta</i> bis <i>vulgare</i>	—	1	1	5	11	14	12	3	—	—	47	21,07
	2742—13		—	—	—	7	10	19	16	7	3	1	63	22,10
	2743—13		—	—	1	3	14	14	14	10	1	—	57	21,99
	insgesamt	—	1	2	15	35	47	42	20	4	1	167	21,78	

TABELLE 26. Kreuzung *vulgare* (2) \times *dicoccum*. Ährenzahl bei den in Tab. 24 angeführten Pflanzen.

F_2			F_3										Mittel			
Nr. der Bestände	Nr. der Pflanzen	Ährchen-zahl	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen									Summe		
					11-12	13-14	15-16	17-18	19-20	21-22	23-24	25-26			27-28	29-30
2741	23	22	754	<i>dicoccum</i>	—	1	—	4	6	6	8	4	1	1	31	21,82
	26	26	757		—	—	—	1	2	1	1	9	3	—	17	24,32
	17	28	784		—	—	—	1	—	—	2	4	4	3	—	10
2741	14	19	745	<i>dicoccum bis compressum</i>	—	—	—	3	2	9	6	3	1	—	24	22,08
	29	24	760		—	—	—	1	4	7	6	2	2	—	22	22,41
	33	20	764		—	—	1	—	2	3	1	1	1	—	15	22,83

ÜBER DIE FERTILITÄT IN KREUZUNGEN ZWISCHEN VERSCHIEDENEN WEIZENARTEN

VON *BIRGER KAJANUS*

LANDSKRONA, SCHWEDEN

MEINE im folgenden besprochene Untersuchung bezieht sich auf zwei Kreuzungen, die im Jahre 1911 ausgeführt wurden. Als Mutter diente in beiden Fällen *Triticum vulgare*, und zwar im einen Falle Weibulls Idunaweizen (Nr. 1), im anderen eine diesem ähnliche Sorte ohne Namen (Nr. 2); als Vater wurde in beiden Kreuzungen ein und dieselbe namenlose Sorte von *Triticum turgidum* verwendet. Alle drei Sorten vertraten reine Linien.

Über die Vererbungsweise verschiedener Merkmale dieser Kreuzungen habe ich an anderer Stelle berichtet (1923 a) und in einer speziellen Abhandlung ausführliche Mitteilungen über den Abstand und die Zahl der Ährchen veröffentlicht (1923 b). Ich beschränke mich hier auf eine Zusammenfassung der Fertilitätsverhältnisse.

Als Grundlage dieser Untersuchung benutzte ich je eine F_1 -Pflanze der beiden Kreuzungen, die meisten Pflanzen der F_2 -Bestände und sämtliche oder die Mehrzahl der Pflanzen einer Auswahl von F_3 -Beständen, ferner 30 Pflanzen jeder Elternsorte. Die F_3 -Bestände wurden besonders aus der ersten Kreuzung gewählt, da die Entwicklung der Pflanzen sich hier überhaupt besser als in der zweiten gestaltete. F_1 wurde 1912, F_2 1913, F_3 1914 angebaut; im letztgenannten Jahre wurden auch die erwähnten Pflanzen der Elternsorten gezogen.

Solche F_2 - und F_3 -Individuen, deren Ähren wegen besonders schlechter Ausbildung oder durch andere Ursachen für die betreffende Untersuchung ungeeignet erschienen, wurden ausgeschlossen. Von den übrigen analysierte ich je eine Ähre, wobei die Kornzahl jedes Ährchens aufgezeichnet wurde; sodann dividierte ich die Summe der Körner der ganzen Ähre mit der Summe der Ährchen, wodurch die durchschnittliche Kornzahl pro Ährchen erhalten wurde. Die ganze Untersuchung umfasste ungefähr 1500 Individuen. In den beigefügten

TABELLE 1. Kreuzung *vulgare* (1) \times *turgidum*. Kornzahl bei Eltern, F_1 und F_2 .

Gene- ration	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen											Summe	Mittel	Anzahl von ausgeschlos- senen Pflanzen			
			0,0—0,2	0,3—0,5	0,6—0,8	0,9—1,1	1,2—1,4	1,5—1,7	1,8—2,0	2,1—2,3	2,4—2,6	2,7—2,9	3,0—3,2				3,3—3,5	3,6—3,8	3,9—4,1
P	788—14	<i>vulgare turgidum</i>	—	—	—	—	—	3	14	9	4	—	—	—	—	—	30	2,01	—
	794—14		—	—	—	—	—	1	6	9	3	9	2	—	—	—	30	2,39	—
F ₁	118—12	Heterozygote	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	2,36	—
F ₂	2725—13	<i>turgidum</i> bis <i>durum</i> bis <i>vulgare</i> bis <i>speltoides</i>	1	3	1	4	5	4	3	6	7	—	—	1	2	—	37	1,79	2
	2727—13		—	2	—	2	4	5	2	4	5	3	—	—	—	—	27	1,83	0
	2728—13		—	—	—	2	2	9	5	8	6	5	4	1	—	—	42	2,16	1
	2729—13		1	2	2	5	—	8	5	5	2	2	1	—	—	—	33	1,65	0
	insgesamt		2	7	3	13	11	26	15	23	20	10	5	2	2	—	139	1,88	3

TABELLE 2. Kreuzung *vulgare* (1) \times *turgidum*. Kornzahl bei ausgewählten F_3 -Nachkommenschaften.

F_2				F_3																	
Nr. der Bestände	Nr. der Pflanzen	Kornzahl	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen												Summe	Mittel	Anzahl von ausgeschlossenen Pflanzen		
					0,0—0,2	0,3—0,5	0,6—0,8	0,9—1,1	1,2—1,4	1,5—1,7	1,8—2,0	2,1—2,3	2,4—2,6	2,7—2,9	3,0—3,2	3,3—3,5				3,6—3,8	3,9—4,1
2725	5	3,5	616	<i>turgidum</i>	—	—	—	4	3	3	11	8	7	8	—	—	—	44	2,07	9	
2727	10	2,7	650		—	—	—	1	—	2	3	3	9	8	4	1	—	—	28	2,29	2
2728	8	1,7	664		—	—	1	—	1	2	13	2	11	4	3	—	—	—	37	2,22	9
»	9	1,9	665		—	—	—	—	1	10	10	6	2	—	—	—	—	—	29	1,88	7

2727	3	2,4	643	turg. bis dur. bis vulg.	—	—	—	2	2	2	4	9	9	4	3	—	—	35	2,23	13
2725	3	2,2	614	{ vulgare	—	—	—	1	2	4	8	2	3	1	1	—	—	22	1,95	1
»	4	2,5	615		—	—	—	—	1	2	9	5	9	7	2	—	—	35	2,31	2
2728	5	1,9	661		—	—	—	—	3	7	6	5	2	1	—	—	—	24	1,89	2
2725	2	3,7	613	{ vulgare bis speltoides	—	—	—	—	—	—	5	1	3	4	6	1	—	20	2,62	3
»	21	3,6	632		—	—	—	—	—	1	1	2	10	9	5	2	—	30	2,68	2
2727	8	2,4	648		—	—	—	—	—	4	8	16	8	6	2	1	—	45	2,29	2
»	13	2,4	653		—	—	—	—	—	2	2	5	8	1	—	—	—	18	2,27	3
2728	2	2,5	658		—	—	1	1	1	8	7	5	1	—	—	—	—	24	1,78	0
»	12	2,8	668		—	—	—	—	—	1	1	12	8	4	5	2	—	33	2,23	0
»	13	2,3	669	{ speltoides	—	—	—	—	1	9	7	13	8	5	3	—	—	46	2,19	8
»	14	2,3	670		—	—	—	—	—	—	1	4	4	5	3	—	—	17	2,59	0
»	23	2,3	679		—	—	—	—	1	—	2	1	4	7	2	1	—	19	2,66	0
2725	24	2,6	635		—	—	—	—	—	1	1	6	4	4	3	3	2	1	21	2,61
2727	12	2,8	652	{ speltoides	—	—	—	—	3	5	16	11	3	—	—	—	—	38	1,95	1
2728	26	3,2	682		—	—	—	1	2	1	6	7	10	7	3	1	—	38	2,35	1
»	27	2,4	683		—	—	—	—	—	—	2	6	4	5	1	3	—	22	2,65	1
»	29	3,0	685		—	—	—	—	—	—	—	—	5	2	8	2	1	18	2,97	0
»	30	2,6	686		—	1	1	—	1	—	2	10	5	2	2	1	—	25	2,24	9

TABELLE 3. Kreuzung vulgare (2) × turgidum. Kornzahl bei Eltern, F₁ und F₂.

Gene- ration	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen.															Summe	Mittel	Anzahl von ausgeschlos- senen pflanzen
			0,0—0,2	0,3—0,5	0,6—0,8	0,9—1,1	1,2—1,4	1,5—1,7	1,8—2,0	2,1—2,3	2,4—2,6	2,7—2,9	3,0—3,2	3,3—3,5	3,6—3,8	3,9—4,1				
P	786—14	vulgare turgidum	—	—	—	—	1	5	8	6	10	—	—	—	—	—	30	2,09	—	
	794—11		—	—	—	—	—	1	6	9	3	9	2	—	—	—	30	2,39	—	

Noch Tabelle 3.

Gene- ration	Nr. und Jahr der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen															Summe	Mittel	Anzahl von ausgeschlos- senen pflanzen
			0,0—0,2	0,3—0,5	0,6—0,8	0,9—1,1	1,2—1,4	1,5—1,7	1,8—2,0	2,1—2,3	2,4—2,6	2,7—2,9	3,0—3,2	3,3—3,5	3,6—3,8	3,9—4,1				
F_1	123—12	Heterozygote	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	2,40	—	
	2738—13	$\left\{ \begin{array}{l} \textit{turgidum} \text{ bis } \textit{du-} \\ \textit{rum} \text{ bis } \textit{vulgare} \\ \text{bis } \textit{speltoides} \end{array} \right\}$	—	—	4	9	8	9	16	13	3	8	1	—	—	—	71	1,81	19	
2739—13	—		—	6	3	12	12	9	16	6	3	—	—	—	—	67	1,76	18		
2740—13	—		—	—	2	5	1	7	10	4	2	—	1	—	—	—	32	2,01	4	
F_2	insgesamt		—	—	10	14	25	22	32	39	13	13	1	1	—	—	170	1,83	41	

TABELLE 4. Kreuzung vulgare (2) \times turgidum. Kornzahl bei ausgewählten F_3 -Nachkommenschaften.

F_2 (Nr. 2739)		F_3															Anzahl von ausgeschlos- senen Pflanzen				
Nr. der Pflanzen	Kornzahl	Nr. der Bestände	Typus	Anzahl von Pflanzen in den verschiedenen Klassen												Summe		Mittel			
				0,0—0,2	0,3—0,5	0,6—0,8	0,9—1,1	1,2—1,4	1,5—1,7	1,8—2,0	2,1—2,3	2,4—2,6	2,7—2,9	3,0—3,2	3,3—3,5	3,6—3,8	3,9—4,1				
5	2,1	691	<i>turg. bis dur.</i>	—	—	—	3	4	8	6	3	—	—	—	—	—	—	24	1,63	17	
1	2,1	687	<i>vulgare</i>	—	—	—	—	—	—	7	4	2	3	1	—	—	—	17	2,27	6	
17	2,0	703	<i>vulgare bis speltoides</i>	—	1	—	1	3	13	5	8	2	—	—	—	—	—	33	1,76	0	
33	2,2	719			—	—	—	1	1	6	7	8	8	2	1	—	—	—	34	2,10	0
30	2,6	716	<i>speltoides</i>	—	—	—	—	1	5	8	14	8	6	—	—	—	—	42	2,19	4	
44	2,1	730			—	—	1	3	4	4	8	20	11	2	2	—	—	—	55	2,07	0
45	2,3	731			—	—	—	2	5	7	10	12	2	—	—	—	—	—	38	1,84	2

Tabellen sind die an einigen kleineren F_3 -Beständen gewonnenen Resultate nicht mitgenommen.

Aus den Tabellen 1 und 3 geht hervor, dass die F_1 -Zahlen (die exakt angegeben werden) relativ hoch sind, indem sie sich dem Mittel des *turgidum*-Elters nähern, dessen Mittel höher ist als diejenigen der *vulgare*-Eltern. Es mag indessen bemerkt werden, dass die äusseren Bedingungen für die F_1 -Pflanzen besonders günstig waren. Ferner zeigen die erwähnten Tabellen, dass in F_2 einerseits erheblich niedrigere, andererseits wesentlich höhere Zahlen als bei den Eltern erzielt wurden; besonders zahlreich sind die niedrigeren Zahlen, durch deren Menge die F_2 -Mittel beträchtlich herabgedrückt werden. Eine starke Sterilitätstendenz war offenbar vorhanden; vollständig sterile Individuen kamen jedoch im *analysierten* Materiale nicht vor, indem die niedrigste Kornzahl pro Ährchen in der ersten Kreuzung 0,1, in der zweiten 0,6 war. Das Auftreten der besonders hohen Kornzahlen verdient ebenfalls Beachtung, obwohl man die Rolle extrem günstiger Zufälligkeiten nicht vergessen darf; mit gleicher Berechtigung muss man aber in bezug auf die besonders niedrigen Kornzahlen mit extrem ungünstigen Zufälligkeiten rechnen. Die höchste Kornzahl pro Ährchen war in der ersten Kreuzung 3,7, in der zweiten 3,4.

Betreffs der in den Tabellen 2 und 4 wiedergegebenen F_3 -Resultate ist hervorzuheben, erstens dass hauptsächlich F_2 -Pflanzen mit relativ gutem Kornbesatze verfolgt wurden, zweitens dass schlecht entwickelte F_3 -Bestände in bezug auf die Kornzahl nicht untersucht wurden. Darauf — wie auch auf dem Ausschluss ziemlich vieler Individuen in gewissen analysierten Beständen — beruht es, dass im angeführten F_3 -Materiale keine sehr niedrige Mittel vorkommen; bei den schlecht entwickelten Pflanzen war nämlich der Kornbesatz gering. Mehrere F_3 -Mittel sind aber doch niedriger als die Mittel der *vulgare*-Eltern, deren Kornzahl im Mittel niedriger ist als bei dem *turgidum*-Elter. Da nun also die Auswahl nach der Plus-Seite hin gerichtet war, sind die höheren F_3 -Mittel von besonderem Interesse, und es fällt auf, dass mehrere Bestände der ersten Kreuzung ein Mittel haben, das wesentlich höher ist als dasjenige des *turgidum*-Elters. Dass dies nicht auf dem Ausschluss schlecht entwickelter Individuen mit niedriger Kornzahl beruhen kann, geht daraus hervor, dass in diesen Beständen keine oder wenige Individuen ausgeschlossen wurden, wie aus der diesbezüglichen Kolumne ersichtlich ist. Es kann auch nicht, jedenfalls nur zum Teil, mit verhältnismässig guten Ernährungsbedingungen infolge geringer Pflanzenzahl zusammenhängen, da auch gewisse Be-

stände mit geringer Pflanzenzahl relativ niedrige Mittel haben. Bemerkenswert ist aber, dass diese höheren Mittel nur in Verbindung mit *speltoides*-Typen vorkommen, indem die betreffenden Bestände entweder konstant speltoid waren oder in *vulgare* bis *speltoides* spalteten. Da die *speltoides*-Typen sich durch verhältnismässig grosse Ährenabstände auszeichneten, lässt sich vermuten, dass die frappant hohe Kornzahl teilweise vom grösseren Platz in den Ähren — in Verbindung mit guter Ausbildung der Pflanzen — abhingen. Es sollte demgemäss nicht nötig sein anzunehmen, dass die besonders hohen Mittel auf einer Veranlagung für an sich höhere Kornzahl als bei dem *turgidum*-Elter beruhten, obwohl eine solche Annahme auch nicht abgewiesen werden darf, da es ja möglich sein könnte, dass es sich um Neukombinationen für höhere Kornzahl handelte. Mit einer indirekten Beeinflussung genetischer Art muss man indessen meines Erachtens zur Erklärung des Plus im Vergleich mit dem *turgidum*-Elter unter allen Umständen rechnen, da die höheren Kornzahlen nur bei Typen mit relativ lockeren Ähren vorkamen. Im übrigen wurde keine Beziehung zwischen Fertilität und Ährentypus beobachtet.

Ich wende mich jetzt der Frage zu, inwieweit die Mittel der F_3 -Bestände mit den Durchschnittszahlen der entsprechenden F_2 -Pflanzen übereinstimmen. Wenn man die betreffenden zusammengehörigen Zahlen vergleicht, so findet man, einerseits dass gewisse niedrige F_3 -Mittel mit niedrigen F_2 -Zahlen, andererseits dass gewisse hohe F_3 -Mittel mit hohen F_2 -Zahlen korrespondieren, und ferner dass auch mehrere mittlere F_3 -Werte nach F_2 -Pflanzen mit mittlerer Kornzahl erzielt wurden; eine durchgehende Parallelität gibt es aber nicht. Dies zeigt sich besonders deutlich in der Tabelle 5, wo die F_3 -Mittel ihrer Grösse nach, nebst den entsprechenden F_2 -Zahlen, geordnet sind.

Teilt man aber, von den F_3 -Mitteln ausgehend, die beiden Reihen in drei Teile derart, dass diejenigen Mittel, die niedriger als 2,00 und höher als 2,50 sind, nebst den entsprechenden F_2 -Zahlen abgegrenzt werden, berechnet man ferner die Durchschnittswerte der so erzielten Gruppen, so ergibt sich eine deutliche Parallelität, die wohl als eine in grossen Zügen vorhandene Vererbung der Kornzahl gedeutet werden muss. Es mag indessen bemerkt werden, dass die durch diese Berechnung gewonnenen F_3 -Werte wesentlich niedriger sind als die entsprechenden F_2 -Werte, wobei es sich zugleich zeigt, dass die Differenz in der Abteilung der niedrigsten F_3 -Mittel am grössten, in derjenigen der höchsten F_3 -Mittel am kleinsten ist. Diese Tatsachen

können aber auf verschiedenen nicht-genetischen Ursachen beruhen. — Teilt man die mittlere Abteilung in zwei Teile mit 2,25 als F_3 -Grenze, so erhält man in F_2 ungefähr gleiche Durchschnittswerte; ein Unterschied in bezug auf die Vererbung der Kornzahl ist demgemäss bei diesen Gruppen nicht zu ersehen.

Eine in hohem Grade beachtenswerte Tatsache ist natürlich die in F_2 und F_3 vorhandene Sterilität. Ich beobachtete ein ähnliches Verhältnis in einer Kreuzung zwischen *Triticum vulgare* und *Triticum dicoccum*, wo indessen keine diesbezügliche Analysen ausgeführt wurden; die Sterilität schien in dieser Kreuzung noch grösser zu sein. Diese Sterilität hängt offenbar davon ab, dass die Eltern artverschiedene Gruppen vertreten, die sich sowohl betreffs der Chromosomenzahl als in bezug auf andere physiologisch bedeutungsvolle Charaktere unterscheiden.

Mitteilungen über die Fertilitätsverhältnisse in Kreuzungen zwischen je einem Vertreter der (diploid) 28-chromosomigen Emmerreihe (*dicoccum*, *durum*, *polonicum*, *turgidum*) und der (diploid) 42-chromosomigen Dinkelreihe (*Spelta*, *vulgare*, *compactum*) sind von mehreren Forschern veröffentlicht worden, u. a. von MALINOWSKI, KIHARA und SAX, die ausserdem versucht haben, die auch von ihnen festgestellte Sterilität zu erklären.

MALINOWSKI der sich mit Kreuzungen zwischen *vulgare* und *dicoccum* befasste (1918, 1920), beobachtete, dass F_1 teilweise steril war, und dass in F_2 eine grössere Anzahl von teilweise oder vollständig sterilen Pflanzen als von völlig fertilen vorkam. Eine Abhängigkeit der Sterilität vom Typus konnte nicht festgestellt werden. Aus den F_3 -Resulta-

TABELLE 5. Übersicht zur Beleuchtung der Beziehung der F_3 -Mittel zu den entsprechenden F_2 -Zahlen.

	F_2	F_3			
$2,_{21}$	$2,_{1}$	$1,_{63}$	$1,_{84}$		
	$2,_{0}$	$1,_{76}$			
	$2,_{5}$	$1,_{78}$			
	$2,_{3}$	$1,_{84}$			
	$1,_{9}$	$1,_{88}$			
	$1,_{0}$	$1,_{89}$			
	$2,_{2}$	$1,_{95}$			
	$2,_{8}$	$1,_{95}$			
$2,_{54}$	$2,_{1}$	$2,_{07}$	$2,_{18}$		
	$3,_{5}$	$2,_{07}$			
	$2,_{2}$	$2,_{10}$			
	$2,_{3}$	$2,_{19}$			
	$2,_{6}$	$2,_{19}$			
	$1,_{7}$	$2,_{22}$			
	$3,_{2}$	$2,_{22}$			
	$2,_{4}$	$2,_{23}$			
	$2,_{8}$	$2,_{23}$			
	$2,_{6}$	$2,_{24}$			
$2,_{53}$	$2,_{1}$	$2,_{27}$	$2,_{30}$		
	$2,_{4}$	$2,_{27}$			
	$2,_{4}$	$2,_{29}$			
	$2,_{7}$	$2,_{29}$			
	$2,_{5}$	$2,_{31}$			
	$2,_{4}$	$2,_{35}$			
	$3,_{2}$	$2,_{35}$			
	$2,_{84}$	$2,_{3}$		$2,_{59}$	$2,_{68}$
		$2,_{6}$		$2,_{61}$	
		$3,_{7}$		$2,_{62}$	
$2,_{4}$		$2,_{65}$			
$2,_{3}$		$2,_{66}$			
$3,_{6}$		$2,_{68}$			
$3,_{0}$		$2,_{97}$			

ten wird der Schluss gezogen, dass verschiedene Grade der partiellen Sterilität erblich sind. Die in den erwähnten Kreuzungen vorkommende Sterilität schreibt MALINOWSKI dem Vorhandensein nicht-harmonisierender Paare von Elementen oder Faktoren zu, die in F_1 zusammentreffen und sich dann in verschiedener Weise verteilen. Mit der Anzahl dieser Paare sollte der Sterilitätsgrad der Kreuzungsprodukte steigen. Der Sterilitätsgrad einer Pflanze, die drei oder vier Paare nicht-harmonisierender Elemente enthält, sollte höher sein als derjenige einer Pflanze, die nur zwei oder ein Paar solcher Elemente besitzt. Völlig sterile Pflanzen sollten erscheinen, wenn die Anzahl der betreffenden Elemente ihr Maximum erreicht oder sich diesem nähert; wenn solche Elemente nicht zusammentreffen, sollten völlig fertile Pflanzen entstehen.

KIHARA, der verschiedene Verbindungen, besonders aber Kreuzungen zwischen *polonicum* und *Spelta*, und zwar speziell von zytologischem Gesichtspunkte untersuchte (1919, 1921), konstatierte in F_1 partielle Sterilität und in F_2 bis F_4 verschiedene Grade von Sterilität. Er führt die Fertilitätsverhältnisse auf Unterschiede der Chromosomenzahl zurück. Diese war in F_1 35 ($14 + 21$) und wechselte in den folgenden Generationen von 28 ($14 + 14$) bis 42 ($21 + 21$). Er teilt die Kreuzungsprodukte in zwei Gruppen ein, je nachdem, von 35 Chromosomen aus, eine Vermehrung oder eine Verminderung der Anzahl eintrat. In Übereinstimmung mit den betreffs der Vermehrungsgruppe gemachten Beobachtungen schliesst KIHARA, dass die Fertilität mit der Zunahme der Chromosomenzahl erhöht wird. Die durchschnittliche Kornzahl pro Ähre war nämlich in einer Kreuzung zwischen *polonicum* und *Spelta* bei einer F_1 -Pflanze mit 35 Chromosomen 7,5, bei einer F_2 -Pflanze mit 38 Chromosomen 10,0, und bei 8 F_3 -Nachkommen dieser Pflanze: bei 38 Chromosomen 9,0, bei 39 Chromosomen bzw. 13,0, 15,0 und 15,4, bei 40 Chromosomen 18,0, bei 41 Chromosomen bzw. 22,75, 26,0 und 30,0. Bei dem *polonicum*-Elter war die durchschnittliche Kornzahl 29,8, bei dem *Spelta*-Elter (nach zu später Saat) 16,5. 42-chromosomige F_2 -Pflanzen einer Kreuzung zwischen *turgidum* und *compactum* zeigten vollkommene Fertilität. Über die Fertilität der zur Verminderungsgruppe gehörenden Pflanzen wird nichts von entscheidender Bedeutung mitgeteilt.

Auch SAX hat sich dem Fertilitätsproblem des Weizens in Verbindung mit zytologischen Studien gewidmet (1921, 1922 a und b). Er untersuchte die Fertilität sowohl bei Kreuzungen zwischen der Emmerreihe und der Dinkelreihe als auch bei solchen innerhalb der be-

treffenden Reihen. Alle seine Kreuzungen zwischen den beiden Reihen resultierten in mehr oder weniger sterile F_1 -Pflanzen, während seine Kreuzungen innerhalb der Reihen völlig fertile F_1 -Pflanzen ergaben. In F_2 einer Kreuzung zwischen *durum* und *vulgare* zeigten viele Pflanzen eine grössere Sterilität als F_1 , ein bedeutender Prozentsatz war gänzlich steril; nur einzelne Pflanzen waren ebenso fertil wie die Eltern.

Nach SAX ist es wahrscheinlich, dass in F_1 14 Chromosomen aus der Emmerreihe sich mit 14 ähnlichen Chromosomen aus der Dinkelreihe paaren, wodurch 7 Chromosomen übrig bleiben, die sich bei der folgenden Teilung in beliebiger Weise verteilen (was sowohl KIHARA als SAX festgestellt haben). »If we assume that the members of the bivalent chromosomes can be interchanged in most cases without causing non-functional chromosome combinations, most of the sterility will be caused by the abnormal behavior of the univalent chromosomes«. »— — — in most cases normal development is correlated with an increase or decrease in number of univalent chromosomes, with greatest fertility in 28- and 42-chromosome individuals« (1922 a, S. 537). Da indessen F_2 z. T. eine grössere Sterilität als F_1 zeigt, wo die Chromosomenzahl 35 ist, die laut der erwähnten Annahme (von SAX wie von KIHARA) mit der niedrigsten Fertilität verknüpft sein sollte, kann die grössere Sterilität in F_2 nicht ausschliesslich auf der Chromosomenzahl beruhen. Man muss also mit noch einer Ursache rechnen; eine solche ist nach SAX die oft schlechte Entwicklung der F_2 -Pflanzen. Diese wäre ihrerseits mit mangelhaftem Chromosomenbesatz im Zellkörper der betreffenden Zygoten in Beziehung zu bringen. »In the F_1 two complete sets of chromosomes are present, so that somatic development is normal or even increased through heterosis. In the F_2 the absence of certain chromosomes may result in various degrees of vegetative development, from plants that do not pass the rosette stage to plants which head out but are poorly developed. In F_1 sterility is apparently due only to gametic chromosome combinations but in F_2 individuals a weak somatic development would prevent gamete formation although such formation might be possible on a normal plant. Thus the greater sterility in F_2 can be attributed, not to greater gametic sterility, but to a combination of somatic and gametic functions.« (1922 a, S. 538).

Ich habe den Eindruck, dass die von SAX vertretenen Anschauungen den vorläufig besten Schlüssel zum Verständnis der betreffenden Sterilitätsverhältnisse ausmachen. Zur Erklärung der verschiedenen Grade von vollkommener Fertilität, wie solche in F_2 und F_3 meines hier

beschriebenen Materiales vorkamen, sind aber — abgesehen von äusseren Faktoren verschiedener Art, durch welche alle Fertilitätsgrade beeinflusst werden — besondere Gene anzunehmen, die auf die Kornzahl direkt oder indirekt einwirken.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KAJANUS, B. 1923 a. Genetische Untersuchungen an Weizen. Bibl. Gen. Bd. V. Leipzig.
 2. — 1923 b. Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei einigen Weizenkreuzungen. Hereditas, Bd. IV. Lund.
 3. KIHARA, H. 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. I. Bot. Mag. Vol. XXXIII. Tokyo.
 4. — 1921. Desgl. III. Bot. Mag. Vol. XXXV. Tokyo.
 5. MALINOWSKI, E. 1918. Études sur les hybrides du Froment. I. Trav. de la Soc. des Sci. de Varsovie. Nr. 30. Warszawa.
 6. — 1920. Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. XXII. Leipzig.
 7. SAX, K. 1921. Sterility in wheat hybrids. I. Genetics, Vol. 6. Baltimore, Maryland.
 8. — 1922 a. Desgl. II. Genetics, Vol. 7. Baltimore, Maryland.
 9. — 1922 b. Desgl. III. Ebenda.
-

CONTRIBUTIONS TO THE GENETICS OF PISUM

III¹: INTERNODE LENGTH, STEM THICKNESS AND PLACE OF THE FIRST FLOWER

BY HANS AND OLOF TEDIN
SVALÖF

INTRODUCTION.

THE data recorded in this paper have been collected by H. TEDIN in 1919 and 1920. Unfortunately, in both years the peas here at Svalöf were very much damaged by bad weather and insects, and seed enough to raise an F_3 of the different crosses was not obtained. Thus the results reached were thought valueless, and no closer examination of the numbers was made. In this year, however, new crosses are to be made, in order to try to get a solution of the problems concerning heredity of growth and earliness in peas. Hence the data obtained in 1919 and 1920 have been worked through by O. TEDIN in order to see if they might give some useful hints about the new investigation. It soon became evident that the problems here studied are far from being solved, and that they are perhaps still more complicated, than has been suggested by previous investigators. As three or four years, however, are wanted until more definite results may be obtained, and as the results already reached perhaps may throw some light upon the problems involved, we have thought it convenient to give a short account of the investigation, which was originally commenced in order to control the results obtained by KEEBLE & PELLEW (1910), whose interpretation will be discussed in some respects in this paper. A full list of the literature upon inheritance of growth in *Pisum* is given by WHITE (1917), and is not repeated here.

METHODS.

The average length of the internodes of the single plant has been determined in the following way: from where the internodes have

¹ The papers of H. TEDIN (1920 & 1923) on flower and seed colour in peas are to be considered as Contributions I and II.

reached about their full length, the length of six consecutive internodes was measured. We have thought it needless to divide the numbers thus obtained by six, and in the following is always given the length of six internodes as the standard of internode length. When analysing the material mathematically it proved convenient to group it in classes of 5 cm. each.

The stem thickness was measured on the part of the plant where the stem has gained its full thickness. This measuring was made with an accuracy of 0,5 mm. When working through the material it proved, however, that the number of plants in the $\frac{1}{2}$ mm. classes (viz. 2,5; 3,5; 4,5 mm. etc.) was very often smaller than the number of plants in the neighbouring whole mm. classes (viz. 2; 3; 4 mm. etc.). Certainly this is due to incorrect observation and of no real significance. When taking the classes together two and two it is, however, impossible to decide how many of the plants in an $\frac{1}{2}$ mm. class are to be calculated in each of the neighbouring whole mm. classes. Hence the original data are given in the following.

In 1919 the total length of undamaged plants was determined. Already in 1919 several plants were damaged and in 1920 there were too many plants damaged to allow any analysis of the full length.

The place of the first flower is indicated by the number of sterile nodes below the first fertile one. According to KEEBLE & PELLEV (1910, in the following only cited as K. & P.) there is »a considerable range of variation in this character». It is, however, of great importance that every sterile node is calculated, even the first, which bears no developed leaf and is concealed in the soil. Further, basal branches may on no account be calculated, as they mostly have four or five sterile nodes less than the corresponding main axis. This error is easily committed in such cases, where the main axis has died off in an early stage. If necessary precautions are taken, distinct differences between different pure lines may easily be seen (cfr. TEDIN 1897), and these differences are quite constant, even if the number of sterile nodes may vary a little in different years.

DESCRIPTION OF THE LINES USED FOR CROSSING.

Ragunda-1. A pea from northern Sweden. Comparatively long internodes, thin stem, number of sterile nodes 9—13. (For more detailed account, see the tables in the following).

Ragunda-2 and

Ragunda-3. Probably quite identical with *Ragunda-1*. *Ragunda-1*, -2 and -3 origin from and old pedigree, raised several years ago. The three lines mentioned are new pedigrees, raised from the old one a few years before the crosses were made.

Rapid. A line of this sort, obtained in 1913 from northmost Sweden. Comparatively long internodes, thin stem, number of sterile nodes 5—10.

0234. *Svalöf Concordia* pea, a pedigree sort from an English mixed sort of pea. Comparatively short internodes, thick stem, number of sterile nodes 13—19.

Stensärt. A common commercial sort, cultivated for green harvest. Long internodes, thick stem and a large number of sterile nodes. (No strict measurements were made on this sort, used as father in one cross).

The following crosses between the lines described have been studied:

Cross I: *Ragunda-1* \times 0234, F_2 in 1919

» II: *Ragunda-2* \times 0234, F_2 in 1919

» III: *Ragunda-3* \times 0234, F_2 in 1920

» IV: *Rapid* \times *Stensärt*, F_2 in 1920.

In the following crosses I and II will be dealt with together, the two others separately. F_1 of the crosses *Ragunda* \times 0234 was remarkably high, widely transgreeding both parents in respect to plant highness.

RESULTS.

LENGTH OF INTERNODES.

The numbers obtained in respect to this character are given in table I. If only F_2 is considered, the monohybrid segregation is evident. In crosses I + II there is a minimum in the 46—50 class, and if the 8 individuals in this class are not calculated, the material segregates in 434 with long and 134 with short internodes, corresponding — after 3 : 1 ratio — to an expected segregation in 426 : 142, and thus difference, divided by standard error = $D/m = 8,00/10,16 = 0,79$. Of the two minimum classes, viz. 36—40 and 41—45, in cross III the former may be calculated as short and the latter as long internodes. Then there are 386 long and 136 short, expected 391,5 and 130,5 and $D/m = 5,5/9,86 = 0,56$. So it is evident that in all three

TABLE I. *Length of 6 internodes in parents and F_2 of crosses I + II and III.*

Material observed	Year	Length of six internodes in cm.																Total number of plants
		11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	41-45	46-50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	76-80	81-85	86-90	
Crosses I + II <i>Ragunda-1 + 2</i> <i>0234</i> F_2	1919	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	—	—	—	1	2	1	7	23	15	10	3	—	—	—	—	62
		—	—	—	—	6	29	26	5	—	—	—	—	—	—	—	—	66
		—	3	17	23	46	32	13	8	26	37	73	101	106	65	18	8	576
Cross III <i>Ragunda-3</i> <i>0234</i> F_2	1920	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	1	8	10	10	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32
		—	2	21	53	26	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	103
		2	4	43	58	20	9	12	35	78	115	73	49	19	5	—	—	522

TABLE II. *Thickness of stem in parents and F_2 of crosses I—IV.*

Material observed	Year	Thickness of stem in mm.												Total number of plants	
		2	2½	3	3½	4	4½	5	5½	6	6½	7	7½		8
Crosses I + II <i>Ragunda-1 + 2</i> <i>0234</i> <i>F</i> ₂	1919	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		7	8	27	18	2	—	—	—	—	—	—	—	—	62
		—	—	—	1	12	8	20	12	9	—	4	—	—	66
		—	15	94	105	196	69	45	26	15	2	1	—	—	568
Cross III <i>Ragunda-3</i> <i>0234</i> <i>F</i> ₂	1920	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		5	7	14	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32
		—	—	—	1	5	2	11	11	36	7	8	—	1	82
		2	9	21	20	100	56	149	61	78	14	2	—	—	512
Cross IV <i>Rapid</i> <i>F</i> ₂	1920	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		6	9	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
		—	—	12	6	10	8	28	15	25	5	7	1	1	118

crosses there is involved a factor that strongly influences the length of internodes. This factor may be the L_c of K. & P., and in the following it will be called thus. The long internode part of the F_2 's

will in the following, accordingly, be called the L_e part, the short internode part the l_e part.

From the transgressions in F_2 , however, it is evident that more factors concerning the length of internodes must be involved in the crosses. It is true that *Ragunda-3* in 1920 has remarkably short internodes, the length of six internodes in this year varying between 16—45 cm., but in 1919 in the same line between 40—70 cm. (In 1920 the peas at Svalöf in general were rather low, owing to unfavourable weather conditions). None the less, the L_e part of F_2 has longer internodes and the l_e part shorter internodes than either parent. How is this to be explained? It must be remembered that the genotypical constitution of *Ragunda* and 0234 may differ in a great many factors. It is then possible that L_e — which with certainty is introduced by *Ragunda* — together with the sum of factors in 0234 produces — under the environmental conditions, given at Svalöf — longer internodes than together with the factorial complex of *Ragunda*, and that l_e in connection with the factors of *Ragunda* gives shorter internodes than in connection with the 0234 factors. It might, however, be one single factor, dominant in 0234 and recessive in *Ragunda* that exercises this influence upon the effect of L_e or l_e . According to K. & P. this factor should be a factor for thick stem, introduced in dominant state by 0234. Before this opinion may be discussed the results concerning

THICKNESS OF STEM

must be taken into consideration. In all four crosses the parents have been different in this respect, and segregation has occurred in F_2 . We have, however, not been able to find the evidently monohybrid segregation, recorded from their crosses by K. & P. The data obtained are given in table II. (The number total in each cross is not quite the same in respect to different characters, due to difficulties by collection of data. When determining correlations between characters only those individuals have, of course, been calculated, all the data of which are known). If the low numbers in the $\frac{1}{2}$ mm. classes are disregarded, the curve is continuous and gives no possibility of a distinction between individuals with thick and thin stem. Naturally the segregation may be monohybrid none the less, only that we cannot with any certainty classify the plants in this respect. In the following

discussion we will calculate with one factor for stem thickness, the T of K. & P.

CORRELATIONS BETWEEN STEM THICKNESS AND INTERNODE LENGTH AND THEIR INFLUENCE UPON STEM HEIGHT.

K. & P. are of the opinion that tallness of peas should be due to a combination of the factor L_e for long internodes and a factor, T , for thick stem. The following may be quoted from their paper (pag. 5): »The other kind of semi-dwarf lacks the thick stem factor, and in the absence of this factor the long internode factor cannot build the stem segments of sufficient length to produce tallness in plant.» So the opinion of K. & P. seems to be that the factor T , introduced in the crosses by one parent (in our crosses by 0234), should increase the length of internodes caused in the other parent by L_e . And further, when l_e is brought together with t , the internodes should be still shorter than in the Tl_e parent. This would give an explanation of the transgressions in internode length, observed in our crosses. If the view of K. & P. is correct, there ought to be within the L_e and the l_e part of the F_2 's, taken separately, a marked correlation between stem thickness and internode length. The T plants should not only have thick stem but also longer internodes than the t plants. Now the coefficient of correlation between length of internodes and thickness of stem has been determined — according to the formula of BRAVAIS and with the methods of JOHANNSEN (1913) — for the L_e and l_e parts of crosses I + II and III. In the l_e part of crosses I + II the coefficient of correlation (r) is $0,220 \pm 0,082$, in the L_e part of cross III $r = 0,120 \pm 0,051$, in the L_e part of crosses I + II and in the l_e part of cross III r is far less than its own standard error. In cross IV, where both parents must have been L_e , but Rapid t and Stensärt T , F_2 transgreedes the t parent in respect to internode length, and segregates in stem thickness. No correlation is found, however, between those two characters, the coefficient of correlation being less than its own standard error. Thus in three cases out of five there is no sign of correlation, in two cases there is a correlation. The coefficient, however, is even there rather low and not sufficiently marked (less than 3 times its standard error), the existence of a correlation being therefore not quite certain. As the material is not small, these results can hardly be considered as occasional. At least

the thickness of stem may hardly have so great an influence upon the length of internodes as to be the main cause of the difference between two so different types as semi-dwarfs and tall. In crosses I—II the total length of 433 individuals was determined. The numbers obtained are given in table III. As it will be seen, the total length of the L_e individuals in F_2 widely transgresses the length of the L_e parent. The transgression of the l_e part of F_2 over the l_e parent is not equally strong, but evident. The coefficient of correlation between stem thickness and total length has been determined. In the L_e part of F_2 is $r = 0,123 \pm 0,056$ and in the l_e part $r = 0,258 \pm 0,085$. These results, too, make it probable that thickness of stem to a certain

TABLE III. *Total length of plants in parents and F_2 of crosses I + II.*

Material observed	Year	Total length of plants in cm.										Total number of plants
		31—50	51—70	71—90	91—110	111—130	131—150	151—170	171—190	191—210	211—230	
Crosses I + II	1919	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ragunda-</i>												
1 + 2		—	2	8	12	10	3	—	—	—	—	35
0234		—	1	14	23	8	—	—	—	—	—	46
F_2 :												
l_e -part		18	53	38	9	4	—	—	—	—	—	122
L_e -part		—	—	3	30	53	65	70	45	32	13	311
F_2 : total		18	53	41	39	57	65	70	45	32	13	433

degree influences the height of stem, but not enough to explain the great transgressions in this respect. (The mode of segregation in total length within each part of F_2 cannot be determined by the numbers obtained). It seems very probable that the difference which causes the great transgression in total length is the different number of internodes. Unfortunately, the number of internodes was not determined, but there was a great variation and undoubtedly segregation in this character in F_2 . (An attempt at getting hold of the number of internodes by dividing total length by average internode length failed to give results, only indicating the great variation in internode number). WHITE discusses in his collective work on genetics in peas (WHITE 1917) the problem and seems to be inclined to doubt the interpretation of K. & P. He says (l. c. pag. 546): "Hence it seems

to me that T stands not for thickness of stem, but as a factor for large number of internodes.» In fact, this view is strongly supported by the results in our crosses I + II and III.

There might be a correlation between stem thickness and internode number, but certain facts make this very little probable. WHITE's statement (l. c.) that all dwarfs known to him have few internodes but many of them thick stem, shows that there can be no general physiological correlation between the two characters, but it does not exclude gametic coupling. Certain facts (e. g. the total absence of correlation between stem thickness and the quotient total length/internode length) which cannot be in detail discussed here, make it, as far as we can see, rather improbable that such coupling occurs in the crosses here recorded.

Beyond the already mentioned weak and doubtful correlation between stem thickness and internode length, caused by the internode lengthening effect of T , there is another, far more marked, correlation between the two characters. If the coefficient of correlation between stem thickness and internode length is determined for the whole F_2 in crosses I + II and III it will prove to be: in crosses I + II $r = 0,223 \pm 0,040$, in cross III $r = 0,255 \pm 0,043$. Thus r is 5,5 or 6 times its own standard error and the existence of a correlation can not be doubted. This correlation may also be demonstrated as a difference in the average stem thickness between the L_e and the l_e part of F_2 . In crosses I + II the average stem thickness in the l_e part is $3,68 \pm 0,043$ and in the L_e part $4,08 \pm 0,040$ and thus the difference is $0,40 \pm 0,062$. In cross III the corresponding numbers are $4,46 \pm 0,082$; $4,94 \pm 0,046$ and $0,48 \pm 0,095$. The differences being 5 or 6 times their own standard errors they must be of real significance. As the crosses are $Tl_e \times tL_e$ the correlation here demonstrated cannot be due to gametic coupling, between T and L_e , which would have caused a negative correlation in this respect. The explanation must be either that L_e is coupled with another factor that increases the thickness of stem, or that L_e itself has this effect.

The results hitherto obtained as regards the inheritance of stature in peas may, in our opinion, be summarized thus: 1) The length of internodes is mainly determined by one factor, L_e whose dominant state produces long internodes. Other factors, however, genetically modify the length of internodes, but it is not known how many or which those factors are. That the factor (factors?) for thick stem may influence the length of internodes, cannot be denied. This in-

fluence, however, is not great enough to be the single cause of the transgressions in internode length, observed in the crosses here recorded. 2) Stem thickness may, as stated by KEEBLE and PELLEW, be mainly determined by one factor, *T*, whose dominant state produces thick stem. The results obtained in the crosses here recorded neither confirm nor contradict this view. The stem thickness is further influenced by *L_e* or by a factor coupled with *L_e*: *L_e* or the other factor has an increasing effect upon stem thickness. 3) As to the height of stem it is, as already known, a compound character. Great influence upon plant highness is naturally caused by *L_e* and also to a smaller degree by the factors that influence internode length. It may be true that the factor (factors?) for stem thickness to some degree influences the length of internode and thus the height of stem, but this influence is too small to explain the difference in height between e. g. a semi-dwarf pea and a tall one, both being of the constitution *L_e*. It seems to us, in agreement with WHITE, that the number of internodes to a high degree influences the height of stem. As to the genotypical basis of the number of internodes our results allow no conclusions. 4) The factor for internode length, *L_e*, the main factors for stem thickness and for internode number seem to segregate independently, as far as they are involved in the crosses here recorded.

THE PLACE OF THE FIRST FLOWER.

In respect to the number of sterile nodes there is a great variation between different lines of pease. Pure lines are cultivated here at Svalöf with an average of 6—7 sterile nodes and further lines with nearly every average number, up to such lines that have 24—25 sterile nodes. In different years the number of sterile nodes may vary a little in the same line, but on the whole the character is well fixed. In all four crosses here recorded this character has been involved, and the results reached are given in table IV. In crosses III and IV the monohybrid segregation is evident. In cross III there may be some doubt as to the calculation of the two minimum classes, viz. 12 and 13. If, however, the curves are drawn, it will be seen that at least the main part of the 12 class belongs to the left curve, the 13 class to the right curve. Thus segregation occurs in 386 with high and 136 with low number of sterile nodes, corresponding, after 3:1 ratio, to an expected segregation in 391,5:130,5 and $D/m =$

$5_{,50}/9_{,89} = 0,56$. In cross IV the 9 class may be calculated as low, the 10 class as high number of internodes. Then segregation occurs in $93:25$, corresponding to an expected segregation in $88,5:29,5$ and $D/m = 4,5/4,74 = 0,95$. Hence it is certain that in those two crosses a factor, in the following called S_n , has been involved, which in its dominant state increases the number of sterile nodes below the first flower. The two crosses being between quite different parents there is no certainty that it is the same factor that in both crosses controls

TABLE IV. *Number of sterile nodes in parents and F_2 of crosses I—IV.*

Material observed	Year	Number of sterile nodes																				Total num- ber of plants
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21				
Crosses I + II <i>Ragunda- 1 + 2</i> <i>0234</i> <i>F</i> ₂	1919	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		—	—	—	—	4	3	18	29	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	62	
		—	—	—	—	—	—	—	—	2	7	11	23	12	9	2	—	—	—	—	66	
		—	—	—	—	14	12	50	44	58	83	87	121	58	32	11	3	3	—	—	576	
Cross III <i>Ragunda-3</i> <i>0234</i> <i>F</i> ₂	1920	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		—	—	—	2	6	16	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32	
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	15	38	44	3	—	—	—	—	—	101	
		—	—	—	—	3	31	56	36	48	156	116	70	6	—	—	—	—	—	—	522	
Cross IV <i>Rapid</i> <i>F</i> ₂	1920	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		1	6	12	4	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	
		—	—	19	5	1	5	7	12	23	26	17	3	—	—	—	—	—	—	—	118	

the number of sterile nodes, but until more is known about the matter, there is no use introducing more than one factor into the factorial formula of *Pisum*.

In crosses I + II there is a faint minimum in the 12 class, but it is impossible to know how to calculate the individuals in this and the neighbouring classes. The place of the minimum, however, indicates monohybrid segregation in this cross, too. The different mode of segregation in crosses I + II and III is with certainty due to the different years in which the F_2 :s are grown.

The mode of inheritance of sterile nodes is far from being analysed by the statement of monohybrid segregation in two or three cases. No account is given for the occurrence of pure lines with

different numbers of sterile nodes, from lines with 6—7 and up to lines with 24—25. v. UBISCH (1921) has recorded an analogous case in *Hordeum*, where a great many lines with small differences in the length of beard are found, but where a cross between two extreme lines gives monohybrid segregation. In order to explain this she suggests a series of multiple allelomorphs with small differences between different members of the series in the power of «lengthening of beard». An analogous explanation might be used in the case here discussed. The existence of polymeric factors (NILSSON-EHLE) must, however, be remembered, and moreover the fact, often pointed out e. g. by JOHANNSEN, that a factor does not work isolated but together with the whole complex of factors in the zygote. Therefore it seems somewhat unnecessary to suggest multiple allelomorphs and variation of valence in cases, where the known segregation phenomena may be explained in another way.

CORRELATIONS BETWEEN NUMBER OF STERILE NODES AND OTHER CHARACTERS.

The correlation between earliness of flowering and ripening and a low number of sterile nodes has already been pointed out (TEDIN 1897). It may only be added that in no line cultivated here at Svalöf a breaking of this correlation has been observed. The statement of great number of sterile nodes as a dominant character coincides well with the fact, pointed out by different authors, that lateness dominates earliness in pease.

In cross III (the only cross in which each plant may be classified in respect both to L_e and to S_n) the segregation in $S_n L_e : S_n l_e : s_n L_e : s_n l_e$ is 290 : 106 : 96 : 30, corresponding to an expected segregation — after 9 : 3 : 3 : 1 ratio — in $293,62 \pm 11,33$: $97,88 \pm 8,92$: $97,88 \pm 8,92$: $32,62 \pm 5,53$ and thus in all four combinations the difference is less than the standard error. Hence there is no sign of coupling between L_e and S_n .

Between thickness of stem and number of sterile nodes there is, however, a marked correlation. In crosses I + II the coefficient of correlation between those two characters is $r = 0,375 \pm 0,036$. In cross III $r = 0,208 \pm 0,042$, in cross IV $r = 0,351 \pm 0,081$. Thus, r being from $4^{1/2}$ up to 10 times its own standard error, there is no doubt that low number of sterile nodes is correlated with thin stem. As to the nature of this correlation nothing is with certainty known, it may be a

physiological correlation or a case of gametic coupling. Further investigations may, perhaps, throw light upon the nature of the correlation.

The investigation has been carried out as part of the breeding work of the Swedish Seed Association.

Svalöf, May 1923.

LITERATURE CITED.

1. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. II. Auflage. Jena, Fischer.
2. KEEBLE, F. and PELLEW, C. 1910. The Mode of Inheritance of Stature and Time of Flowering in Peas (*Pisum sativum*). Journ. of Genetics, I, pag. 47.
3. TEDIN, H. 1897. Några synpunkter vid förädling av ärter. Sveriges Utsädesförs Tidskrift, 1897, pag. 111.
4. — 1920. The Inheritance of Flower Colour in *Pisum*. Hereditas, I, pag. 67.
5. — 1923. Eine mutmassliche Verlustmutation bei *Pisum*. Hereditas, IV, pag. 33.
6. UBISCH, G. v. 1921. III. Beitrag zu einer Faktorenanalyse der Gerste. Zeitschr. f. induktive Abst. und Vererbungslehre, 25, pag. 198.
7. WHITE, O. E. 1917. Studies of Inheritance in *Pisum*. II: The Present State of Knowledge of Heredity and Variation in Peas. Proc. of the American Philosophical Society, Vol. LVI, pag. 487.

ERRATA.

In the paper on seed coat colour (TEDIN 1923) three printer's errors appeared, which here are corrected:

Pag. 35 line 13 from above stands: (3.—4.)				Should be: (3—4)			
» 40	»	4	» below » : 4	»	»	:	A
» 41	»	12	» » » : (TSCHERMAK'S L_1 und L_2)	»	»	:	(TSCHERMAK'S L_1) und L_2 .

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND IV

HÄFT. 1, 2

LUND 1923, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty (20) Swedish crowns.

ROBERT LARSSON,

Editor »Hereditas».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

PROFESSOR, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommatering! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter årtalet små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställs i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska och franska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris.

INNEHÅLL.

	Sid.
RASMUSON, HANS, Über die Rübenpfropfungen von Edler und einige neue ähnliche Versuche	1
KAJANUS, BIRGER, Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei Nachkommenschaften von Speltoid-Heterozygoten. (With a summary in English.)	10
OSTENFELD, C. H., Genetic Studies in <i>Polemonium coeruleum</i>	16
DAHLBERG, GUNNAR, Twins and Heredity	27
TEDIN, HANS, Eine mutmassliche Verlustmutation bei <i>Pisum</i>	33
KRISTOFFERSON, KARL B., Monohybrid Segregation in <i>Malva</i> Species	44
WITTE, HERNFRID, A Probable Case of »Rogue» in Red Clover	55
TEDIN, OLOF, The Inheritance of Pinnatifid Leaves in <i>Camelina</i>	59
FUNKQUIST, H. und BOMAN, NILS, Vererbung »weisser Abzeichen» bei Rindern	65
BONNIER, GERT, Studies on High and Low Non-disjunction in <i>Drosophila melanogaster</i>	81
ÅKERMAN, Å., Beiträge zur Kenntnis der Speltoidmutationen des Weizens. I. Untersuchungen über eine Speltoidform aus schwedischem Sammetweizen	111
LUNDBORG, H., Racial Structure of the Finns of the Northernmost Part of Sweden. A Short Analysis and a Preliminary Survey	125
JOHANSEN, W., Some Remarks about Units in Heredity	133
MOHR, OTTO L., A Somatic Mutation in the Singed Locus of the X-Chromosome in <i>Drosophila melanogaster</i>	142
FEDERLEY, HARRY, Bilden Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität bei Speziesbastarden einen Dreibund? (With a summary in English.)	161
TURESSON, GÖTE, The Scope and Import of Genecology	171
HERIBERT-NILSSON, NILS, Zertationsversuche mit Durchtrennung des Griffels bei <i>Oenothera Lamarckiana</i>	177
HALLQVIST, CARL, Gametenelimination bei der Spaltung einer zwerghaften und klorophylldefekten Gerstensippe	191
LINDHARD, E., Fortgesetzte Untersuchungen über Speltoidmutationen. Begrannungskomplikationen bei <i>Compactum</i> -Heterozygoten. (With a summary in English.)	206
BONNEVIE, KRISTINE, Zur Analyse der Vererbungsfaktoren der Papillarmuster	221
ROSÉN, DANIEL, Some Remarks about the Distance between the Genes in <i>Drosophila melanogaster</i>	231
HAMMARLUND, C., Über einen Fall von Koppelung und freie Kombination bei Erbsen	235
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, <i>Geranium bohemicum</i> L. \times <i>G. bohemicum</i> *deprehensum Erik Alm., ein grün-weiss-marmorierter Bastard. (With a summary in English.)	239

HEREDITAS

G E N E T I S K T A R K I V

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND IV

HÄFT. 3

LUND 1923, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty (20) Swedish crowns.

ROBERT LARSSON,

Editor »*Hereditas*».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

PROFESSOR, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommatering! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter årtalet små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställles i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

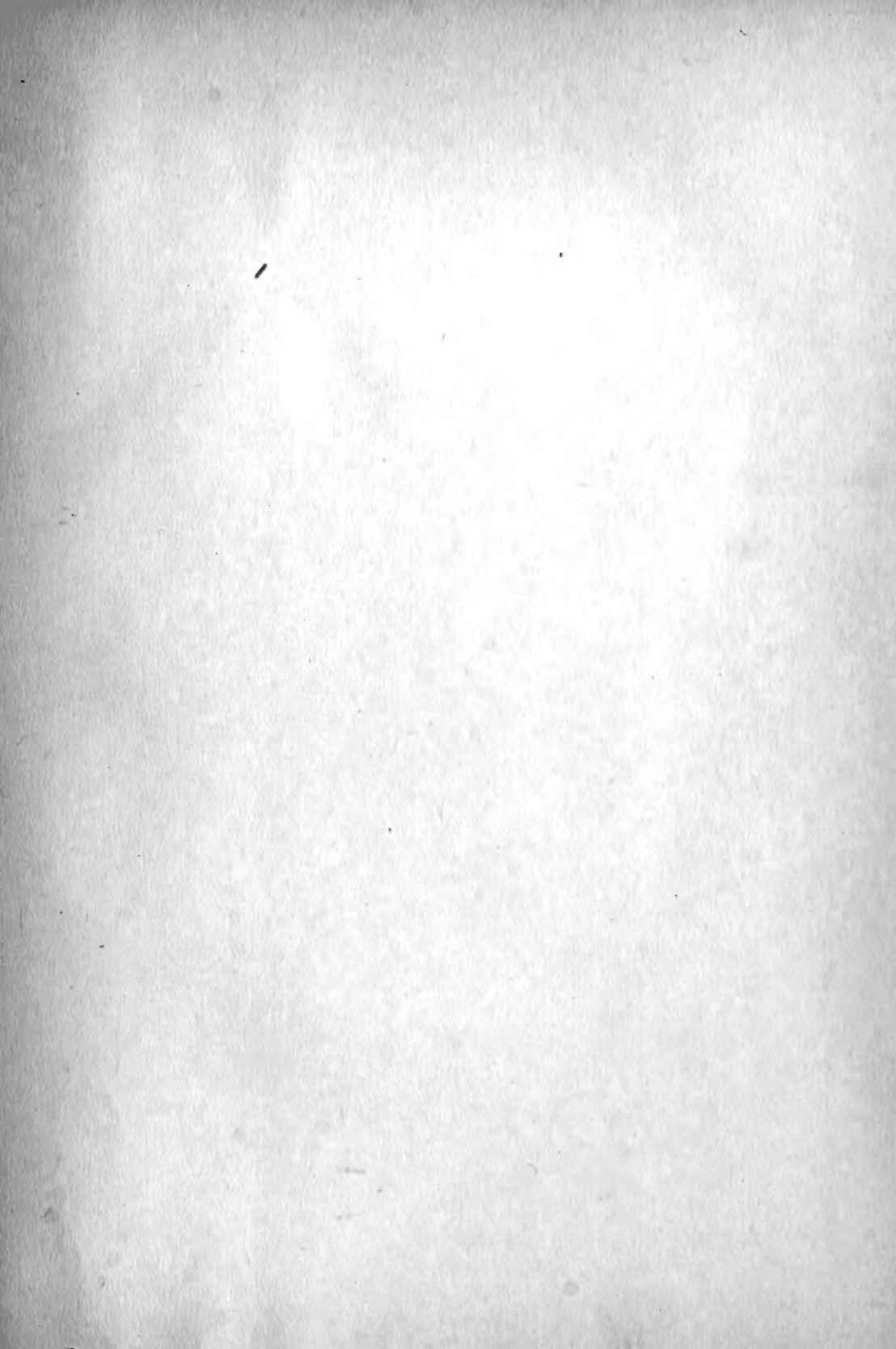
Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska och franska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

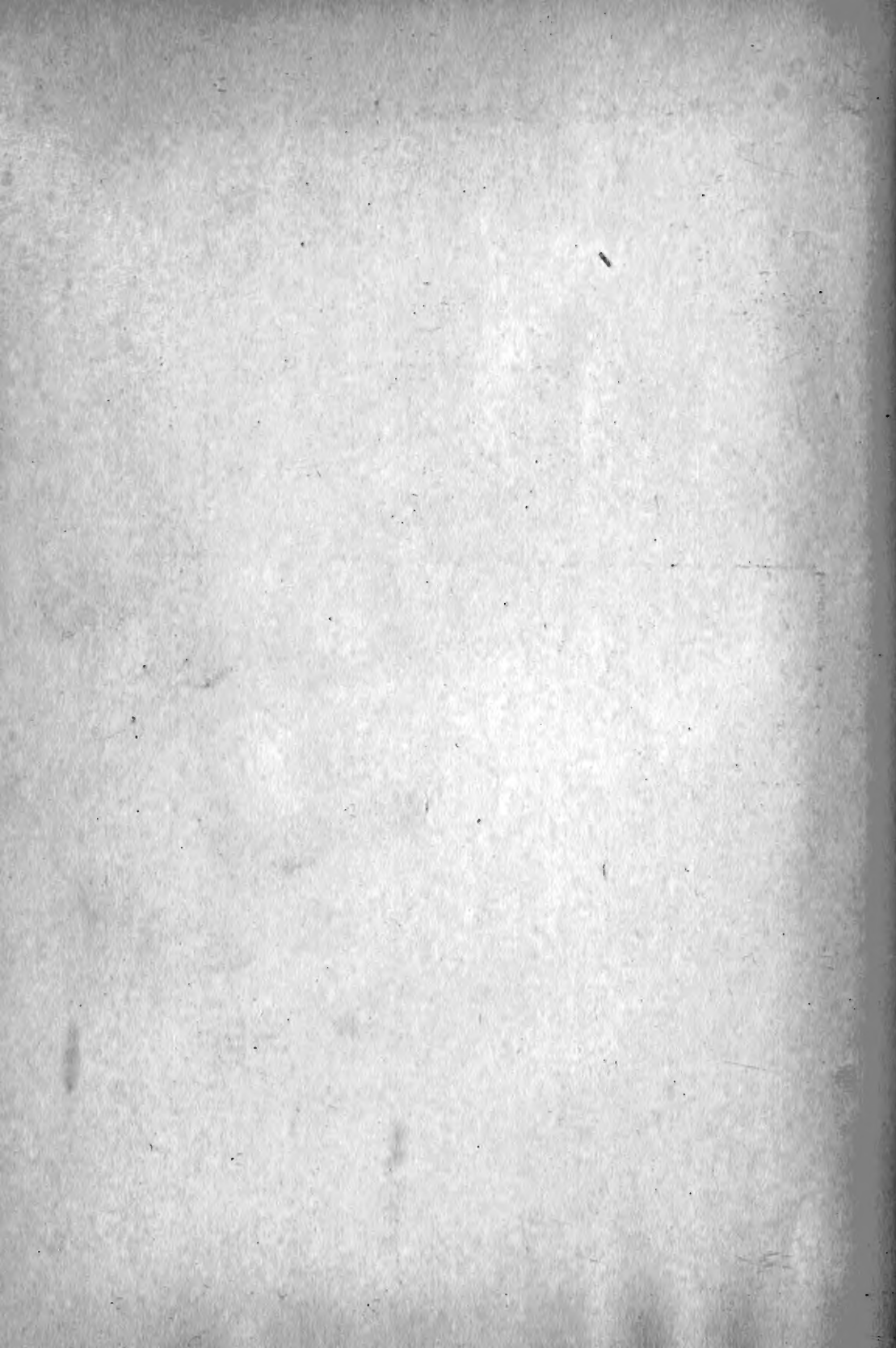
Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris. *Anteckning om eventuella extraseparat göres å första korrekturen.*

INNEHÅLL.

	Sid.
KRISTOFFERSON, KARL B., Crossings in Melanium-Violets	251
KAJANUS, BIRGER, Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei einigen Weizenkreuzungen. (With a summary in English.).....	290
— —, Über die Fertilität in Kreuzungen zwischen verschiedenen Weizen- arten	341
TEDIN, HANS and OLOF, Contributions to the Genetics of Pisum. III: Internode Length, Stem Thickness and Place of the First Flower	351







Hereditas.

MAY 20 1948

MAR 21 1966



100135006